

SÉRIE A, N° 586

N° D'ORDRE

1316

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

MAX KOLLMANN

AGRÉGÉ DES SCIENCES NATURELLES

PRÉPARATEUR AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LES LEUCOCYTES ET LE TISSU
LYMPHOÏDE DES INVERTÉBRÉS

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 18 novembre 1908, devant la Commission d'examen.

MM. DASTRE *Président.*

HAUG
MOLLIARD..... } *Examineurs.*

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, boulevard Saint-Germain, 120

1908

SÉRIE A, N° 586

N° D'ORDRE

4316

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

MAX KOLLMANN

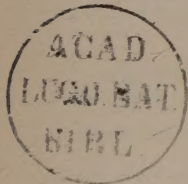
AGRÉGÉ DES SCIENCES NATURELLES

PRÉPARATEUR AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LES LEUCOCYTES ET LE TISSU
LYMPHOÏDE DES INVERTÉBRÉS

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *22* novembre 1908, devant la Commission d'examen.



MM. DASTRE	<i>Président.</i>
HAUG	} <i>Examineurs.</i>
MOLLIARD	

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

420, boulevard Saint-Germain, 420

—
1908

UNIVERSITÉ DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

	MM.	
Doyen.....	P. APPELL, <i>Professeur</i> ...	Mécanique rationnelle.
Doyen honoraire.....	G. DARBOUX.....	Géométrie supérieure.
Professeurs honoraires..	{ L. TROOST. Ch. WOLF. J. RIBAN	
	LIPPMANN.....	Physique.
	BOUTY.....	Physique.
	BOUSSINESQ.....	Physique mathématique et Calcul des probabilités.
	PICARD.....	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
	H. POINCARÉ.....	Astronomie mathématique et Mécanique céleste.
	Y. DELAGE.....	Zoologie, Anatomie, Phy- siologie comparée.
	G. BONNIER.....	Botanique.
	DASTRE.....	Physiologie.
	DITTE.....	Chimie.
	KOENIGS.....	Mécanique physique et ex- périmentale.
	VÉLAIN.....	Géographie physique.
	GOURSAT.....	Calcul différentiel et cal- cul intégral.
Professeurs.....	{ CHATIN.....	Histologie.
	PELLAT.....	Physique.
	HALLER.....	Chimie organique.
	JOANNIS.....	Chimie (Enseign ^t P. C. N.).
	JANET.....	Physique — —
	WALLERANT.....	Minéralogie.
	ANDOYER.....	Astronomie physique.
	PAINLEVÉ.....	Mathématiques générales.
	HAUG.....	Géologie.
	TANNERY.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
	RAFFY.....	Application de l'Analyse à la Géométrie.
	HOUSSAY.....	Zoologie.
	H. LE CHATELIER.....	Chimie.
	N.....	Chimie biologique.
	N.....	Zoologie, Anatomie, Phy- siologie comparée.
	N.....	Physique.
	N.....	Zoologie, Évolution des Êtres organisés.
	PUISEUX.....	Mécanique et Astronomie.
	LEDUC.....	Physique.
	HADAMARD.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
Professeurs adjoints ...	{ MATRUCHOT.....	Botanique.
	MICHEL.....	Minéralogie.
	BOUVEAULT.....	Chimie organique.
	BOREL.....	Théorie des fonctions.
	G. PRUVOT.....	Anatomie comparée.
	CAULLERY.....	Zoologie (Évolution des êtres organisés).
Secrétaire.....	A. GUILLET.	

A

MONSIEUR EDMOND PERRIER

MEMBRE DE L'INSTITUT

DIRECTEUR DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

A

MONSIEUR LE DOCTEUR AUGUSTE PETTIT

Souvenir reconnaissant.

RECHERCHES SUR LES LEUCOCYTES ET LE TISSU LYMPHOÏDE DES INVERTÉBRÉS

Par **Max KOLLMANN**

AGRÉGÉ DES SCIENCES NATURELLES, PRÉPARATEUR AU MUSÉUM

AVANT-PROPOS

Les travaux qui portent sur les leucocytes de l'Homme et des Mammifères, se comptent aujourd'hui par milliers. Il n'est pas d'unité anatomique qui ait donné lieu à un aussi grand nombre de recherches et à de plus diverses. C'est qu'en effet, le leucocyte fait partie intégrante du sang et de la lymphe, ce milieu intérieur où viennent, en quelque sorte, se résumer la plupart des modifications physiologiques dont l'organisme peut être le siège.

L'importance physiologique des leucocytes fut devinée par Virchow (1858), qui découvrit qu'une modification portant sur ces éléments caractérisait un processus pathologique bien déterminé, la leucémie. Depuis cette époque, les circonstances dans lesquelles on a vu réagir les leucocytes se sont montrées de plus en plus nombreuses. C'est ainsi qu'on fut amené à découvrir les mouvements amiboïdes, la diapédèse et la phagocytose et à étudier les nombreux ferments que sécrètent les leucocytes. L'étude purement morphologique et descriptive du leucocyte n'a donc cessé d'être vivifiée par l'introduction du point de vue physiologique, sans lequel l'histologie reste stérile et perd une grande partie de son intérêt.

Ces tendances physiologiques ont eu naturellement pour conséquence le plus heureux effet sur la connaissance morphologique des éléments et du tissu lymphoïdes.

A l'heure actuelle, nous sommes suffisamment renseignés

sur la structure histologique du tissu lymphoïde des Vertébrés. Nous savons qu'il comporte toujours un stroma réticulé contenant dans ses mailles des cellules libres ou cellules lymphoïdes proprement dites.

Mais la plupart des travaux portent sur les leucocytes eux-mêmes. Les auteurs se sont avant tout attachés à définir les différentes catégories leucocytaires. Ehrlich, tout le premier, remarqua que les granulations qui bourrent le cytoplasme de certains de ces éléments, se comportent d'une manière variable vis-à-vis des substances colorantes, et que cette propriété peut servir à les classer. C'est ainsi qu'il élaborait une classification célèbre devenue aujourd'hui d'un emploi courant. Cependant, dans ces dernières années, diverses critiques, et des plus sérieuses (Drzewina 1905), ont été adressées à cette théorie, qui paraît être difficilement applicable en dehors de l'homme et des animaux de laboratoire.

À côté des leucocytes granuleux, on rencontre d'autres cellules à cytoplasma entièrement hyalin, qui appartiennent, elles aussi, à plusieurs catégories distinctes. Il y avait lieu de rechercher les relations génétiques qui relient les unes aux autres toutes ces formes leucocytaires, granuleuses ou non. S'il est des points définitivement acquis sur cette question, il en est d'autres qui restent encore en discussion. Le principal litige porte sur la question de savoir si toutes les formes leucocytaires peuvent se ranger en une seule série génétique, ou si elles constituent, au contraire, comme le soutient Ehrlich, deux séries, l'une lymphogène, l'autre myélogène, totalement indépendantes, et dont la seconde seule renfermerait des éléments granuleux. Quoi qu'il en soit, ces recherches ont enrichi nos connaissances de nombreux détails sur la forme, la structure, la division des différentes formes de leucocytes.

Les travaux qui précèdent sont l'œuvre des histologistes et des pathologistes. Par contre, les zoologistes, à qui revenait plus particulièrement l'étude des leucocytes des Invertébrés, ont peu de chose à mettre en regard. Ce n'est pas que les leucocytes soient rares chez les Invertébrés. En effet, certains de ces animaux possèdent un appareil circulatoire complètement clos, qui contient le sang proprement dit, et un cœlome plus ou

moins vaste, rempli de liquide. D'autres, et ce sont les plus nombreux, n'ont qu'un appareil circulatoire incomplètement clos, ou n'en ont pas du tout. Le liquide unique qui baigne l'ensemble des organes prend le nom d'hémolymph. Le sang proprement dit renferme des éléments cellulaires rares et peu remarquables. Par contre, l'hémolymph ou le liquide cœlomique sont riches en leucocytes, qui, par leur abondance, leur variété, l'importance de leur rôle physiologique, ne le cèdent en rien à ceux des Vertébrés. Rappellerons-nous le rôle essentiel qu'ils jouent dans les phénomènes de métamorphoses, notamment chez les Insectes? Nous savons aussi, depuis les premiers travaux de Metschnikoff (1892); qu'ils sont amiboïdes, phagocytaires, qu'ils exercent dans la protection de l'individu contre les parasites microbiens ou autres un rôle considérable.

Cependant, nos connaissances morphologiques sur les leucocytes des Invertébrés sont peu avancées. Divers auteurs ont reconstitué leur cycle évolutif dans quelques groupes. Mais ces résultats ont besoin d'être complétés et généralisés.

D'autre part, les granulations leucocytaires existent aussi chez les Invertébrés. Les auteurs semblent avoir admis sans discussion, qu'elles peuvent trouver place dans la classification d'Ehrlich. Mais, en présence des critiques récentes auxquelles cette classification a donné lieu, il était indiqué de reprendre toutes les observations qui portent sur un nombre trop restreint d'espèces. Dans beaucoup de groupes même, ces études n'ont jamais été faites. Ainsi pourrions-nous nous faire une opinion définitive sur la valeur et la généralité de la classification d'Ehrlich.

Une autre question, et des plus essentielles, se pose au sujet des granulations. Quelle est leur signification physiologique? Rien n'est plus obscur et on n'a jamais émis sur ce sujet que des hypothèses appuyées sur des faits trop peu nombreux. J'ai donc très spécialement porté mon attention sur ce point. Il est évident que l'expérience, seule, peut résoudre la question. Encore ne peut-on pas entreprendre des recherches au hasard, sans avoir au moins une idée préconçue, dont on cherchera à vérifier l'exactitude. En examinant un grand nombre de types d'Invertébrés, appartenant à des groupes très dissimilables, pris dans des conditions physiologiques extrêmement

variables, j'estimais avoir chance de découvrir quelques-unes de ces expériences toutes faites, comme on en trouve assez souvent dans la nature, qui, si elles ne résolvent pas définitivement une question, fournissent une indication, une voie, dans laquelle on peut orienter des recherches expérimentales. Si je n'ai pas fait, de ces observations, autant que je l'espérais, du moins est-ce ainsi que j'ai été amené à exécuter les expériences qui sont relatées au chapitre des Crustacés.

D'autre part, la structure du tissu lymphoïde des Invertébrés n'est qu'imparfaitement connue. Quelle est la nature du stroma : cellulaire ou fibrillaire ? Cette structure est-elle identique dans tous les groupes ? Enfin, divers points relatifs aux fonctions des organes lymphoïdes restent à élucider ; le rôle lymphogène de beaucoup d'entre eux, notamment, est encore discutable.

En résumé, je me suis efforcé d'éclaircir les quatre points suivants :

1° Définir et caractériser, dans chaque groupe zoologique, les diverses formes leucocytaires et reconstituer leur évolution. Cette évolution est-elle comparable à elle-même dans les différents groupes ?

2° Étudier les caractères chromatiques des granulations, apprécier la valeur de la classification d'Ehrlich appliquée aux Invertébrés ;

3° Quel est le rôle physiologique des granulations ?

4° Préciser la structure et les fonctions du tissu et des organes lymphoïdes.

Pour mettre ce programme à exécution, j'ai dû examiner des espèces appartenant à tous les groupes d'Invertébrés. Il semble présomptueux de vouloir embrasser d'un seul coup l'ensemble presque entier du règne animal. Peut-être serait-il préférable de se borner à une étude plus complète et plus fouillée de quelques groupes. Je l'ai cru, au début de mes recherches. C'est inexact. J'ai surtout cherché à obtenir des résultats de généralisation. S'il est intéressant de connaître l'évolution des leucocytes d'une espèce animale donnée, il est encore plus important de savoir en quoi elle diffère de celle que subissent les leucocytes

des autres espèces, en quoi elle s'en rapproche, de dégager ce qu'il y a de commun, pour le présenter comme caractérisant la famille cellulaire des leucocytes. De même, est-il besoin de rappeler que le principal mérite d'une classification comme celle d'Ehrlich, que nous voulons soumettre à un examen critique, est, avant tout, d'être générale ? Et comment apprécier cette généralité, si notre étude ne porte pas sur des espèces, aussi nombreuses et aussi variées que possible ?

J'ai donc été amené à examiner l'ensemble des Invertébrés. Je n'ai eu qu'à me louer de cette manière de procéder, car, à diverses reprises, j'ai dû modifier, à la suite de l'étude de nouveaux groupes, les idées que je m'étais faites sur certains phénomènes. Mes expériences, destinées à mettre en évidence le rôle des granulations, n'ont cependant porté que sur les Crustacés. C'est que ces expériences sont longues et pénibles, et que, d'ailleurs, tous les animaux ne se prêtent pas également à des recherches expérimentales. Du reste l'idée même de ces expériences m'avait été suggérée par diverses observations que j'ai faites dans plusieurs groupes.

Dans ces conditions, je n'ai pu faire qu'une étude d'ensemble du système lymphoïde des Invertébrés. Je n'ai nullement la prétention d'apporter un travail absolument complet. J'ai négligé quantité de détails qui devront être repris. J'ai simplement voulu faire une reconnaissance rapide, mais méthodique, d'un terrain dont on ne connaissait que quelques points isolés.

Ce travail a été entièrement fait au Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum et aux Laboratoires maritimes de Saint-Vaast-la-Hougue et de Banyuls-sur-Mer.

J'adresse l'expression de ma profonde reconnaissance à M. Edmond Perrier, le savant directeur du Muséum, qui m'a accordé la plus large hospitalité dans ses deux laboratoires.

Je n'oublierai pas l'excellent accueil que j'ai reçu au Laboratoire de Banyuls. Que M. le professeur Pruvot reçoive ici l'expression de toute ma gratitude.

M. le Professeur Dastre, qui a bien voulu accepter de juger la thèse que je sou mets à la Faculté, m'a fait un honneur dont je connais toute la valeur.

J'exprime ma vive reconnaissance à M. Auguste Pettit, chef des travaux d'Histologie au Muséum, qui a suivi pas à pas les progrès de mon travail, et qui m'a prodigué, pendant les trois années que j'ai passées dans son laboratoire, les conseils les plus précieux.

Ce travail est divisé en trois parties. Dans la première, nous résumons l'historique général de la question, et nous discutons quelques importantes questions de technique. Dans la seconde, nous exposons le détail des résultats obtenus dans chaque groupe. Enfin, dans la troisième, nous résumons synthétiquement l'ensemble des faits acquis, et nous mettons en évidence les conclusions générales qui s'en dégagent.

PREMIÈRE PARTIE

HISTORIQUE GÉNÉRAL

Les Leucocytes.

DIVERSES ESPÈCES DE LEUCOCYTES, LEUR ÉVOLUTION.

L'existence d'éléments figurés dans le sang, le liquide cœlomique ou hémolymphatique des Invertébrés est connue presque depuis l'invention du microscope. Un instant considérés avec Lieberkühn (1856) comme des amibes parasites, on ne tarda pas à restituer à ces éléments leur véritable signification et à les rapprocher des globules blancs ou leucocytes des Vertébrés. D'ailleurs, l'erreur de Lieberkühn consacrait en quelque sorte un progrès important car elle impliquait la reconnaissance des facultés amiboïdes qui sont la condition même d'exercice de leurs fonctions les plus essentielles. Successivement, Wharton Jones (1846) chez les Crustacés, Haeckel (1857) chez l'Écrevisse, Leydig chez la Paludine (1850, 1857) découvrirent et décrivirent des leucocytes et établirent la généralité de l'existence de ces éléments. Schwalbe (1869) chez le Phascolosome, Graber (1871) pour les Insectes, ont fait la même constatation. Enfin, beaucoup d'autres auteurs ont plus ou moins incidemment décrit des leucocytes dans le sang de divers Invertébrés.

Une étude cytologique s'ébauche avec Heitzmann (1873) et Frommann (1871-1884) qui prennent l'Écrevisse pour sujet d'étude, avec Flemming (1878) qui s'adresse aux Lamellibranches. Cattaneo (1888, 1889, 1891), Griesbach (1891), étudient, le premier, les Crustacés et les Mollusques, le second, les Lamellibranches. C'est l'époque des discussions, aujourd'hui bien démodées, sur la structure protoplasmique, sur le rôle contractile ou inerte de l'enchyéma et de l'hyaloplasma.

Déjà, dans cette seconde période, les auteurs que nous venons

de citer avaient nettement constaté l'existence, chez un même animal, non pas d'une seule espèce cellulaire, mais de plusieurs catégories de leucocytes, différant par la taille, la grosseur du noyau, et surtout par l'apparence plus ou moins granuleuse de leur protoplasma. Ils s'étaient également inquiétés du mode de multiplication des leucocytes des Invertébrés, car on savait déjà que les globules du sang des Vertébrés n'ont qu'une vie limitée, qu'ils se détruisent d'une manière constante et se multiplient de même. Il était naturel de penser qu'il en dû être de même pour les globules du sang des Invertébrés. C'est enfin vers cette époque que Metschnikoff (1892), généralisant une vieille observation d'Haeckel (1862), démontrait le pouvoir phagocytaire des leucocytes des Invertébrés,

En 1891, Cuénot donne un important mémoire dans lequel il fait l'inventaire complet et assez exact de toutes les espèces cellulaires contenues dans l'hémolymphe et le sang des Invertébrés. Le travail embrasse la totalité des embranchements.

On pourrait résumer de la manière suivante ce qui ressort des innombrables observations de Cuénot. Il existe dans tous les représentants des Invertébrés, des *amœbocytes* (dont le nom indique bien l'essentielle propriété), à protoplasma hyalin ou assez finement granuleux. Les granulations sont interprétées par Cuénot (après Cattaneo, 1888 *a*) comme des granules de ferment. De plus, dans un certain nombre de groupes, mais non dans tous, on rencontre des cellules habituellement assez volumineuses, peu amiboïdes, bourrées de *sphérules* qui leur donnent un aspect *mârifforme* et que Cuénot interprète comme des éléments de réserve.

Cuénot se préoccupe, de plus, de rechercher l'origine des leucocytes et il décrit dans chaque groupe une ou plusieurs glandes lymphogènes; mais il a été moins heureux dans cette partie de son travail.

Le premier, il a l'idée d'étudier le processus de disparition des éléments usés. Il croit observer une désintégration ou plutôt une fonte cytoplasmique des vieux leucocytes, qui aboutit naturellement à la mise à nu du noyau. Il considère ce processus comme très constant, et cette constance même induit à penser qu'il a dû être trompé par un phénomène très

général. En effet, les jeunes leucocytes ont un gros noyau et peu de protoplasme; ce sont eux que Cuénot a confondus avec des noyaux nus.

Knoll (1893), Owsjannikow (1895) étudient de nouveau les éléments du sang dans un assez grand nombre d'Invertébrés; mais, au point de vue qui nous occupe, ils apportent peu de faits nouveaux et s'inquiètent peu de rechercher les relations des diverses formes leucocytaires qu'on rencontre dans le sang d'un même individu. Le dernier de ces auteurs fait même, à ce sujet, une erreur assez grave. Il considère les cellules à granulations des Crustacés (grobkörnige Zellen) comme les formes jeunes des cellules hyalines (Spindelzellen, ces cellules sont souvent en forme de fuseau), ce qui est juste l'inverse de la vérité.

C'est Cuénot lui-même, Duboscq et Bruntz qui complètent les notions acquises. Cuénot chez les Crustacés décapodes (1893, 1905), les Orthoptères (1895), les Oligochètes (1898), les Pulmonés (1892), saisit mieux que dans son premier mémoire, le sens de l'évolution des leucocytes.

Les jeunes cellules se multiplient par mitose (à moins qu'elles ne proviennent d'un organe lymphogène où la multiplication se fait également par voie mitotique). Elles sont de petite taille, possèdent un gros noyau et peu de protoplasma. Elles grandissent par croissance cytoplasmique. Dans beaucoup de cas, elles se chargent alors de granulations (que nous étudierons plus loin). Enfin elles dégénèrent. Le phénomène principal de cette dégénérescence consiste en une condensation nucléaire suivie de fragmentation. L'auteur désigne ce phénomène sous le nom de *chromatolyse*. La cellule dégénérée est alors phagocytée par les cellules restées actives ou par les organes phagocytaires, quand ils existent. Bruntz (1905, 1906, 1907) étend ces notions à tous les Crustacés supérieurs et aux Diplopodes.

Duboscq (1899), chez les Chilopodes, décrit enfin deux séries de leucocytes différant par leur origine : des petits leucocytes à gros noyau qui proviendraient d'organes lymphogènes dénommés corpuscules de Kowalevsky, et des leucocytes de taille moyenne ou grande se reproduisant par mitose. Les granulations ne s'observent que dans cette seconde série. Tout

cela rappelle de suite la classification d'Ehrlich, sa série lymphogène et sa série myélogène.

GRANULATIONS

Il nous reste à examiner la question des granulations qui se rencontrent si fréquemment dans les leucocytes. Mais comme leur étude a été entreprise tout d'abord chez les Vertébrés et spécialement chez les Mammifères, nous devons préalablement exposer les résultats obtenus dans ce groupe.

I. — *Granulations leucocytaires des Vertébrés.* — Les leucocytes granuleux du sang ou de la moelle osseuse des Mammifères présentent à l'état frais un aspect assez variable. Ehrlich, tout le premier, montra qu'il existe en effet plusieurs espèces de granulations, caractérisées par leur affinité vis-à-vis des matières colorantes. Les unes absorbent les couleurs acides, les autres les couleurs basiques, d'autres les couleurs neutres, d'autres enfin ont une égale affinité pour les couleurs acides ou basiques. De ses travaux et de ceux de ses élèves (1878, 1879, 1891, 1898), il résulte qu'on doit distinguer au moins cinq espèces de granulations qu'on avait primitivement distinguées par des lettres grecques.

1° Granulations *acidophiles* (gr. α , éosinophiles).

2° Granulations *amphophiles* (gr. β , pseudoéosinophiles, indulinophiles).

3° Granulations *basophiles métachromatiques* (gr. γ , granulations des Mastzellen).

4° Granulations *basophiles* (gr. δ).

5° Granulations *neutrophiles* (gr. ϵ).

A cette liste il convient peut-être d'ajouter les granulations *nigrosinophiles* du Cobaye, découvertes par Kürloff. D'ailleurs, les dissemblances chromatiques ne font que traduire, selon Ehrlich, des différences de nature chimique. Les acidophiles résistent à l'action dissolvante des acides étendus. Les neutrophiles au contraire disparaissent dans l'eau distillée, HCl et KOH étendus, etc.

Mais Ehrlich s'est surtout attaché à établir la notion de

la *spécificité* des éléments granulaires et de leurs granulations. Il n'existerait aucun intermédiaire entre les granulations des diverses catégories, qui fourniraient ainsi le meilleur critérium pour la classification des leucocytes. Levaditi (1902), qui a résumé, sous le patronage d'Ehrlich lui-même, tous les faits relatifs à la théorie de la spécificité granulaire, insiste avec force à diverses reprises sur cette idée : « Un leucocyte granulé ne renferme jamais, en plus de ses granulations propres, des formations granulaires caractérisant d'autres catégories de leucocytes. » « On n'a jamais trouvé dans un protoplasma leucocytaire deux espèces granulaires, caractéristiques pour une des grandes classes de globules blancs (éosinophiles et neutrophiles par exemple). »

La théorie de la spécificité granulaire a été acceptée et admise sans contestation par les pathologistes, qui, opérant sur un matériel restreint d'animaux de laboratoire n'eurent pas l'occasion de trouver la classification d'Ehrlich en défaut.

Cependant, on signalait des faits ne rentrant pas dans les cadres prévus. Jolly (1898), Dominici (1902) et Marino (1903) parvenaient à colorer les neutrophiles au moyen de couleurs acides ou basiques, comme des amphophiles. D'où il résultait que l'existence de la catégorie des neutrophiles était pour le moins hasardée. Levaditi (1902) objecte, avec raison peut-être, que ces auteurs ont employé des procédés de fixation (réactifs chimiques) différents de celui d'Ehrlich (dessiccation par la chaleur à 120° C.) et que là se trouve la cause de la divergence constatée. M^{lle} A. Drzewina (1905) a rencontré dans les formations lymphoïdes des Ichthyopsidés un grand nombre de faits analogues. Dans le tissu lymphoïde du testicule de *Raja clavata*, il existe des leucocytes à grosses granulations qui fixent l'orange du triacide, l'éosine et autres colorants acides, mais qui, de plus, se colorent nettement par le Magenta et la safranine (Magenta-Benda, safranine-vert lumière). D'autre part, elles restent incolores avec la thionine et le violet de gentiane employés seuls. Les leucocytes granuleux du rein de *Labrus bergylla* Ascan. et de *Crenilabrus mælops* Risso présentent exactement les mêmes réactions. Il est évident que ces granulations ne trouvent pas leur place dans la classification d'Ehrlich.

Il existe aussi des leucocytes renfermant quelques granulations se colorant différemment de la majorité des autres, ce qui est également en désaccord avec la théorie d'Ehrlich. Arnold (1895, 1899) a observé quelques granulations basophiles dans les leucocytes éosinophiles de la Grenouille. Hirschfeld (1898 a) fait la même observation dans la moelle du Cobaye. Bettmann (1898) constate le même fait dans les éléments figurés des vésicules de vésicatoires, etc. M^{me} Drzewina (1905) apporte de remarquables observations sur le même sujet. Dans le rein de l'Esturgeon on voit des granulations rouges et vertes dans la même cellule (Magenta-Benda). La répartition des granulations des deux espèces est d'ailleurs extrêmement variable. La même observation a été faite dans les amas lymphoïdes du cartilage cranien de l'Esturgeon.

A vrai dire, Ehrlich, dès ses premières recherches, a reconnu l'existence de granulations « hétérochromatiques », c'est-à-dire de granulations isolées ou peu nombreuses se colorant différemment de la totalité de celles qui les entourent. Mais il les considère, non pas comme constituant un terme de transition entre les granulations des catégories distinctes, mais comme des *stades évolutifs*. C'est ainsi que l'état de jeunesse des acidophiles serait caractérisé par une affinité spéciale pour les couleurs basiques. En vieillissant, elles passeraient par un stade d'amphophilie avant d'arriver à l'acidophilie caractéristique. *Mais à aucun moment les granulations n'auraient cessé d'être des acidophiles* au moins en puissance, si l'on peut s'exprimer ainsi. A toute époque de leur existence, elles ont *l'aspect extérieur, les caractères de résistance aux agents dissolvants qui caractérisent les vrais acidophiles*. Hirschfeld (1898) adopte cette explication, tandis que Bettmann (1898) considère plutôt les granulations hétérochromatiques des cellules de vésicatoires comme des formes de dégénérescence. Grünwald (1899) pense même que l'âge n'a aucune influence sur les caractères chromatiques des granules. Personnellement, je pense qu'Ehrlich et Bettmann doivent avoir raison tous deux (voir Crustacés). Quoi qu'il en soit, ce n'est pas être trop sévère que de dire avec Drzewina (1905) « que les granulations leucocytaires n'offrent pas des caractères aussi stables et spécifiques qu'on le croit généralement et qu'elles

ne peuvent être envisagées comme le meilleur critérium de différenciation et de classification des leucocytes ».

Quelle est la nature des granulations et quel est leur rôle? Les premiers observateurs les croyaient de nature grasseuse (Leydig... etc.). Pouchet (1884), frappé par la ressemblance de leurs réactions avec celles de l'hémoglobine, considérait les granulations acidophiles comme des grains de cette substance. Aujourd'hui, on admet habituellement qu'elles sont de nature albuminoïde mais non hémoglobinique. Mais nous ne sommes pas renseignés sur leur rôle. Pour les uns, Arnold (1900, 1903), Hesse (1901), on doit les identifier avec les microsomes qui font partie de la trame cytoplasmique. Cette opinion est dans la plupart des cas absolument insoutenable. La majorité des auteurs, au contraire, frappés de la ressemblance des leucocytes granulés avec des cellules sécrétrices à la période de mise en charge, considèrent les granulations comme des produits de ségrégation destinés à être déversés au dehors. Quelle est la substance sécrétée? Sur ce point nous avons de nombreuses hypothèses, mais comme aucune n'est établie sur les faits indiscutables nous ne les rappellerons pas ici.

II. — *Granulations leucocytaires chez les Invertébrés.* — Chez les Invertébrés les granulations leucocytaires sont encore beaucoup plus faciles à voir que chez les Vertébrés. Aussi tous les auteurs, depuis Wharton Jones, Leydig, Haeckel, etc., les ont observées et dessinées.

Cattaneo (1889, 1891) et Cuénot (1887, 1891 *a*) hasardent une hypothèse. Les granulations leucocytaires seraient des grains de ferment. Ce ferment, d'après Cuénot, aurait pour objet de transformer les peptones de la digestion en albuminoïdes. De plus, Cuénot considère comme produits de réserve les grosses granulations sphérulaires qu'on rencontre dans les cellules mûriformes du sang de beaucoup d'Invertébrés : Géphyriens, Scorpionides, Échinides, Holothurides, etc.

Déjà, Löwit (1891) avait eu l'idée de comparer les granulations de l'Écrevisse à celles des leucocytes des Vertébrés. Il les considérait comme acidophiles. Hardy (1892) confirme ce résultat et observe de plus des cellules à granulations basophiles.

Cuénot entre dans cette voie et dans ses mémoires physiologiques il fait l'analyse chromatique des granulations qu'il rencontre. Il observe des éosinophiles chez les Crustacés décapodes (1893), les Orthoptères (1895), les Oligochètes (1898), les Géphyriens (1900). Il décrit des cellules fixes du tissu conjonctif contenant des granulations basophiles chez les Pulmonés (1892). Enfin, un exemple de neutrophile est fourni par les cellules mûriformes du liquide coelomique du Phascolosome (1900). Knoll (1893) examine un certain nombre d'animaux choisis dans des groupes variés et note des acidophiles chez les Ascidies, les Lamelli-branches, les Céphalopodes, les Annélides (Capitellidés), les Crustacés décapodes; des neutrophiles dans *Pectunculus glycymeris* et *Capsa fragilis*.

Saint-Hilaire (1898) dans le liquide coelomique des Oursins, décrit des basophiles et des neutrophiles. Duboscq (1899) considère les leucocytes granulés des Chilopodes comme se rapprochant des acidophiles. Enfin Bruntz décrit uniformément comme acidophiles les granulations leucocytaires des Crustacés thoracostacés et des Diplopodes (1905, 1906, 1907).

Nous devons rapprocher, sans doute, des cellules granulées les cellules sphéruleuses du mésoderme des Éponges, dont les grosses inclusions ont une réaction basophile. Cotte (1903) a récemment attiré l'attention sur ces formations.

En résumé, les granulations leucocytaires des Invertébrés seraient en majorité acidophiles, rarement neutrophiles ou amphophiles. Toutes ces granulations sont de taille relativement réduite. Les granulations basophiles sont moins nombreuses. Personne à ma connaissance, sauf peut-être Hardy (1892), n'a signalé de granulations métachromatiques.

Les granulations des Invertébrés semblent donc bien rentrer dans les cadres de la classification d'Ehrlich. Cependant, Duboscq (1899), Cotte (1903) et Bruntz (1907) signalent des granulations « *hétérochromatiques* » (sans d'ailleurs employer cette expression) chez les Chilopodes, les Éponges et les Diplopodes où on observe quelques granulations basophiles mélangées aux acidophiles.

Enfin nous ne sommes pas mieux fixés sur le rôle des granulations leucocytaires des Invertébrés que dans le cas des Vertébrés. Une seule observation intéressante est à rapporter. Caul-

lery et Mesnil (1898) ont trouvé dans *Dodecaceria concharum* des leucocytes à granulations acidophiles. Ces granulations qui n'existent pas quand l'animal est jeune, se développent à partir d'une certaine époque, et disparaissent plus ou moins complètement au moment de la maturation des produits génitaux. La conclusion à tirer s'indique d'elle-même : les granulations acidophiles des Cirratuliens sont des produits de réserve.

Organes lymphoïdes et organes lymphogènes.

C'est au sujet des Échinodermes qu'on paraît s'être pour la première fois inquiété de l'existence possible d'un organe producteur de leucocytes. E. Perrier (1886 et 1887) désignait la glande ovoïde des Oursins et des Astéries sous le nom suffisamment caractéristique de corps plastidogène. Depuis, beaucoup d'organes analogues ont été décrits. Peu d'entre eux doivent être considérés comme réellement lymphogènes.

Parmi les Mollusques, la glande rouge des Doridiens (blood-gland de Bergh, 1884) et la glande indéterminée des Bulléens et des Pleurobranches (Lacaze-Duthiers, 1859, Vayssiére, 1883, etc.) ont été considérées par Cuénot (1891) comme des organes lymphogènes. Hecht (1896) et Cuénot lui-même (1897) ont d'ailleurs renoncé à cette interprétation. La glande néphridienne des Prosobranches, découverte par Bela Haller (1886) et étudiée par R. Perrier (1889), a été considérée par ce dernier auteur comme lymphogène. Mais un indiscutable organe lymphogène a été trouvé par Faussek (1893), dans les corps blancs du Poulpe, masse de tissu lymphoïde logée dans l'orbite entre le globe oculaire et le ganglion optique.

Les Crustacés offrent de beaux exemples d'organes lymphogènes. Cuénot (1893) a découvert chez les Crustacés décapodes un amas lymphoïde en relation constante avec l'estomac, Bruntz (1907) a étendu cette observation aux autres Podophtalmes. Chez les Stomatopodes, cependant, il n'y a plus de glande stomacale, mais un grand nombre de nodules répandus dans le tissu conjonctif ventral de l'abdomen et des trois derniers anneaux du thorax. Enfin, le même auteur a décrit des amas lymphogènes diversement placés chez les Édriophtalmes (Isopodes,

Amphipodes). Il n'en a pas trouvé chez les Entomostracés, du moins chez les Phyllopoques (1905). Par contre, Miculicich (1905) a sommairement signalé des centres formateurs de globules sanguins dans *Branchiella thynni*, qui est un Copépode parasite.

Duboscq (1899) étudie chez les Chilopodes de petits amas lymphoïdes qui constituent l'extrémité de certains vaisseaux, et que Kowalevsky (1894) et Herbst (1889) avaient déjà découverts. Il ne peut se prononcer avec certitude sur leur rôle lymphogène. Il n'y a rien d'analogue chez les Diplopodes, d'après Bruntz (1906 c).

Chez les Insectes, Schäffer (1889) et Heidenhain (1891) ont décrit des amas cellulaires répandus dans le tissu conjonctif ou intimement associés aux trachées, et qu'ils considèrent comme lymphogènes (larves de Lépidoptères et d'Hyménoptères). Enfin, Cuénot (1896 b) et Davidoff (1904 b et c) ont découvert chez les Orthoptères des amas phagocytaires à structure lymphoïde, et qui, malgré ce qu'on pourrait penser *a priori*, ne sont, d'après le premier de ces auteurs, aucunement lymphogènes.

On ne connaît rien de précis chez les Annélides. Depuis longtemps, Kükenenthal (1884) a décrit des accumulations lymphatiques au voisinage du pavillon néphridial des Térébelidés. Il les considère avec Meyer (1886) qui les a revues, comme lymphogènes. Cuénot (1891) les décrit de nouveau. De plus, il signale de nombreuses formations analogues chez les Errantes. Le rôle lymphogène de toutes ces formations reste toujours à démontrer. Par contre, les travaux ultérieurs de Kowalevsky (1896), Goodrich (1898), Fage (1906), ont mis en évidence leurs propriétés phagocytaires.

Chez *Sipunculus nudus* L., Metchnikoff (1899, 1900) puis Ladreyt (1905) ont découvert et étudié une différenciation de la paroi du tube de Poli dorsal qu'ils considèrent comme représentant un organe lymphogène, ce qu'ils n'ont d'ailleurs pas démontré d'une manière certaine.

La glande ovoïde des Échinodermes, considérée autrefois comme lymphogène, n'est plus guère regardée aujourd'hui que comme un organe excréteur.

En résumé, nous n'avons à l'heure actuelle d'exemples indiscutables de glandes lymphogènes que chez les Céphalopodes et les Crustacés.

La structure de ces organes est hautement caractéristique. Elle est fondamentalement la même chez les Céphalopodes et les Crustacés et elle est tout à fait voisine de celle des organes lymphoïdes des Vertébrés.

Elle consiste essentiellement en un réseau ou stroma, dont les mailles sont bourrées de cellules lymphatiques libres. Le stroma est de nature conjonctive chez les Céphalopodes, d'après Faussek (1893) et Carazzi (1901). Chez les Crustacés la structure paraît fibrillaire dans la plupart des cas. Cependant, Bruntz (1907) décrit les cellules de l'organe lymphogène des Amphipodes comme maintenues en place par les cellules épithéliales modifiées et allongées. Le stroma pourrait donc être parfois de nature cellulaire.

En résumé, on a découvert chez les Invertébrés des organes qui possèdent une structure lymphoïde des plus typiques, c'est-à-dire qui sont constitués par un stroma réticulé, retenant dans ses mailles des éléments libres ou cellules lymphoïdes.

Certains d'entre eux donnent certainement naissance aux leucocytes libres du sang et sont par conséquent lymphogènes. C'est ce qu'on reconnaît aux nombreuses mitoses qui affectent les cellules lymphoïdes et à l'identité évidente de ces éléments avec une des formes cellulaires libres du sang. Tel est le cas chez les Crustacés et les Céphalopodes.

Par contre, il existerait peut-être aussi des organes lymphoïdes non lymphogènes, par exemple la glande néphridienne des Prosobranches, les organes phagocytaires des Orthoptères et des Annélides. De fait, les mitoses sont généralement rares dans ces organes. Mais, en raison de la grande ressemblance de leurs cellules lymphoïdes avec les leucocytes libres du sang, il reste un doute que nous chercherons à lever en examinant chaque cas particulier.

Enfin, peut-être existe-t-il également des centres formateurs de leucocytes n'ayant pas la structure lymphoïde, comme Schäffer et Heidenhain en ont décrit chez les Insectes. Mais il y a lieu de remarquer que des amas accidentels de leucocytes ont souvent été pris pour des organes lymphogènes ou phagocytaires.

TECHNIQUE

Technique histologique. — La technique du sang des Invertébrés est assez délicate. Sauf cas exceptionnels, la fixation par la chaleur ne donne rien d'acceptable. J'ai donc recouru aux fixations sur lame par le liquide de Zenker pur ou acétique, le liquide de Lindsay et, dans certains cas, par le mélange de Dekhuysen (1903) :

Bichromate de potassium.....	6 ^{gr} ,25
Eau de mer filtrée.....	250 cent. cubes.
Acide osmique à 2 p. 100.....	54 —

Ce dernier mélange, isotonique avec l'eau de mer, donne d'excellents résultats pour la fixation des éléments très délicats, par exemple des hématies du Siponcle. J'ai toujours réussi de bonnes fixations cytologiques en employant selon le cas, l'un des trois liquides précédents. Pour l'étude des granulations, la fixation doit se faire avec les précautions que nous indiquerons plus loin.

Le sang était fixé directement sur la lame. Dans certains cas, Gastéropodes, Lamellibranches, Échinodermes, le plasma est peu albumineux et se coagule en flocons qui ne se collent pas sur la lame. Dans ce cas, un tour de main, variable avec chaque groupe permet d'assurer l'adhérence des globules; on peut aussi employer la méthode de collodionage des lames de Regaud (1904), excellente, mais peu pratique quand on doit faire un grand nombre de préparations.

Pour la coloration, j'ai employé les méthodes classiques de l'hématoxyline-éosine-orange, bleu de toluidine-éosine-orange, safranine-vert lumière, Magenta-Benda, etc. Le triacide pour granulations neutrophiles, le mélange C d'Ehrlich, le mélange de Giemsa, m'ont servi à l'analyse des granulations.

Pour l'étude des organes lymphogènes, j'ai employé le fixateur qui réussissait le mieux pour le sang. Pour la mise en évidence du stroma réticulé, j'ai utilisé le bichromate à 2 p. 1000 ou le liquide de Merkel. On peut couper à la gomme selon la méthode classique. Quand l'éducation de l'œil est faite et qu'on a appris à distinguer sans hésitation la présence ou l'absence

d'un réseau, on peut couper à la paraffine. Les préparations sont un peu moins démonstratives, mais on gagne un temps précieux.

Dénombrement des globules du sang. — Dans le cours de ces recherches, j'ai été amené à faire des dénombrements des différentes espèces de leucocytes qu'on peut rencontrer dans le sang des Invertébrés, particulièrement chez les Crabes.

C'est là une opération fort laborieuse. Rien n'est cependant plus facile quand il s'agit des Vertébrés. Les hématologistes, ont construit divers appareils, « les compte-globules » qui permettent de dénombrer les globules, sinon avec rapidité, du moins avec une approximation très suffisante.

J'ai essayé d'appliquer ces appareils à l'étude du sang des Invertébrés, mais je me suis heurté dans la majorité des cas à des difficultés insurmontables. Le sang des Crustacés, notamment, se coagule avec une grande rapidité et les éléments hyalins non pourvus de granules s'altèrent très rapidement. Essaie-t-on de mélanger au sang un liquide conservateur? On obtient un précipité extrêmement abondant dans lequel les éléments, complètement noyés, échappent à la vue. Le sang des Lamellibranches n'offre pas les inconvénients signalés ci-dessus, mais par contre, la distinction entre les granulés et les hyalins est impossible en l'absence d'une bonne fixation suivie d'une coloration précise.

J'ai donc été amené à employer un procédé fort simple, assez grossier en apparence, mais qui m'a fourni des résultats avec une approximation suffisante.

Il varie un peu suivant l'espèce en expérience. S'il s'agit d'un Lamellibranche, on extrait une goutte de sang par ponction du pied au moyen d'une pipette. On dépose cette goutte sans l'étaler sur une lame et on fixe par les vapeurs d'acide osmique; on laisse dessécher la préparation et on colore au triacide. S'il s'agit d'un Crustacé, on sectionne le dernier article d'un appendice, ce qui fournit une goutte de sang qu'on étale rapidement et qu'on fixe au moyen du liquide de Zenker. Le sang, qui est très riche en albumine, fournit un précipité abondant qui contient les éléments et qui adhère à la lame. Si l'on a suffisamment étalé, on pourra dénombrer sans difficulté. On lave et on colore au triacide.

Pour dénombrer les différentes espèces de globules, on explore méthodiquement toute l'étendue de la préparation en comptant aussi exactement que possible le nombre d'éléments de chaque catégorie contenu dans chaque champ microscopique. Il est commode d'introduire dans l'oculaire une lame de verre quadrillée à trois millimètres. Le résultat obtenu sera d'autant plus exact qu'on aura compté un plus grand nombre de globules. Il faut dénombrer au moins 2 000 éléments et recommencer deux fois. Comme on le voit, nous n'obtenons ainsi que des rapports et nous n'avons aucune indication sur le nombre absolu de globules par unité de volume. On verra, au chapitre des Crustacés, les remarques qui nous ont permis de suppléer à l'absence de cette donnée.

Il était nécessaire de se rendre exactement compte du degré d'approximation atteint par le procédé.

Deux causes d'erreur sont à envisager. 1° La composition du sang peut varier suivant l'endroit d'où il a été extrait. 2° Le procédé de dénombrement peut être par lui-même trop imparfait et ne fournir que des résultats quelconques, nullement comparables d'une opération à l'autre.

Avec une même goutte de sang extraite de chaque appendice ambulatoire d'un même *Carcinus maenas* je fis trois préparations. Dans chacune de ces lames, je fis le rapport du nombre des éléments granulés au nombre total de globules, ce dernier étant ramené à 100. J'obtins les nombres suivants :

	1 ^{er} APPEND.	2 ^e APPENDICE	3 ^e APPENDICE	4 ^e APPENDICE	5 ^e APPENDICE
1 ^{re} préparation ..	41,4	40,8	38,9	40,9	41,2
2 ^e — ..	39,7	40,5	40,1	41,0	40,1
3 ^e — ..	39,9	40,0	39,9	40,7	39,3

Avec une même goutte de sang, on obtient donc des nombres dont la plus grande différence est 1,9. Or, les différences obtenues dans les expériences qui seront relatées plus loin sont bien plus élevées. La considération de ces chiffres nous montre encore que la composition du sang des divers appendices ne varie pas sensiblement. Cette circonstance est

précieuse car on peut extraire une goutte de sang à un Crustacé sans provoquer d'hémorragie, à la condition de sacrifier un des appendices (1). On peut donc faire des prises successives à un Crustacé en expérience sans introduire une complication dont il est impossible de tenir compte.

J'ai fait des expériences analogues avec le sang extrait du pied de deux Unios. Les résultats sont un peu moins favorable et l'erreur atteint 5 p. 100. Mais les nombres expérimentaux sont fort au-dessus de cette erreur d'expérience.

REMARQUES SUR L'ANALYSE CHROMATIQUE

Nous avons vu qu'un certain nombre d'auteurs ont cru pouvoir signaler des faits qui viennent à l'encontre du principe sur lequel est fondée la classification d'Ehrlich. Jolly (1898), Dominici (1902), Marino (1903) observent que les neutrophiles du sang de l'Homme et du Singe peuvent fort bien se colorer par les teintures acides ou basiques. Drzewina (1905) signale chez les Ichthyopsidés des granulations dont les réactions sont absolument aberrantes et qui, par conséquent, ne peuvent prendre place dans les cadres généralement admis.

Réactifs fixateurs. — Fait remarquable, tous ces auteurs ont substitué au procédé de fixation par dessiccation sur lame exclusivement utilisé par Ehrlich et la plupart des hématologistes, des réactifs chimiques, comme le sublimé, les mélanges osmiques, etc. Levaditi (1902), le porte-parole de l'école d'Ehrlich, semble faire bon marché des observations de Jolly et de Dominici en remarquant précisément que les fixateurs chimiques, contractent des combinaisons variées avec les tissus à colorer dont ils modifient les propriétés chromatiques. Il semble admettre que les réactions anormales observées par les auteurs ci-dessus sont justement dues à l'emploi de réactifs chimiques. Pas un histologiste n'ignore, d'ailleurs, que les propriétés chromophiles des tissus varient dans de larges proportions suivant la nature du fixateur utilisé.

(1) On coupe l'extrémité du dernier article d'un appendice. Il s'écoule une ou deux gouttes de sang qu'on recueille. On donne un coup de ciseaux dans un autre article. L'appendice s'autotomise. La blessure ne saigne pas.

Le reproche de Levaditi est fondé. En bonne logique on ne peut comparer, pour les opposer les uns aux autres, les résultats obtenus par des méthodes différentes. On ne peut, de préparations obtenues par le sublimé ou les liquides osmiques, rien conclure pour ou contre la classification d'Ehrlich, qui est uniquement basée sur l'étude de préparations desséchées.

Dès mes premières recherches, j'ai rencontré des granulations qui, sans être réellement aberrantes, ne trouvaient pas facilement leur place dans les cadres étroits de la classification habituelle. Mes préparations étaient obtenues au moyen du Zenker, du sublimé acétique, du liquide de Bouin, du Flemming, du Lindsay. Ce n'est, en effet, que très exceptionnellement qu'on peut employer chez les Invertébrés le procédé de dessiccation sur lame. En général, les cellules éclatent ou deviennent informes. J'ai donc été fatalement amené à m'inquiéter du rôle possible du réactif fixateur sur la chromatophilie des granulations, et à chercher, soit à apprécier la nature et l'intensité de l'action perturbatrice, soit à créer une technique où cette action fût réduite au minimum et pratiquement nulle.

Apprécier l'intensité de l'action perturbatrice est en fait impossible. Cette intensité varie avec une foule de conditions : durée de la fixation, composition exacte du liquide fixateur (difficile à préciser avec les liquides à l'acide osmique, très volatil), température, lavage plus ou moins complet, etc. De plus, j'eus l'occasion de constater que cette action varie avec la nature des granulations auxquelles on a affaire. Par exemple, les grosses granulations du testicule de la Raie (voir plus loin) ne prennent pas l'Unna après fixation par le Zenker iodé et absorbent très bien ce réactif après le Lindsay. Les fines granulations du même organe, au contraire, refusent constamment le bleu d'Unna. Ainsi, pour apprécier la nature et l'intensité de la perturbation occasionnée par le réactif chimique, il faudrait connaître à l'avance l'espèce de granulation à laquelle on a affaire.

J'ai donc abandonné cette voie et je me suis attaché à créer une technique favorable.

Elle consiste simplement à fixer les leucocytes à étudier au

moyen du Zenker ordinaire très faiblement acétique (0,5 p. 100 au plus), non iodé, et pendant un temps aussi court que possible. Ce dernier point est essentiel. Il faut réduire la durée de fixation au minimum nécessaire pour assurer l'adhérence sur la lame et pour réaliser une coagulation suffisamment complète pour que les lavages à l'eau n'altèrent pas la cellule fixée. On lave ensuite abondamment.

Pour me rendre compte de la valeur du procédé, j'ai étudié des granulations déjà connues : acidophiles et neutrophiles de l'homme, du cobaye, et du chat, amphophiles du cobaye, Mastzellen du même animal. Pour les fixateurs j'ai porté mon choix sur le Zenker et le Lindsay. J'ai fait trois séries de préparations : l'une fixée par la chaleur à 120°, l'autre au Zenker, la dernière au Lindsay. La durée d'action pour ces deux réactifs fut très courte (2-3 minutes).

Les granulations acidophiles que j'ai étudiées ne montrent pas suivant le réactif de variations chromatiques importantes. Il faut signaler cependant qu'après le Lindsay elles prennent souvent dans l'Unna une teinte verdâtre, d'ailleurs différente de celle que prennent, dans les mêmes conditions, les amphophiles et les basophiles.

Les neutrophiles du sang de l'homme m'ont fourni les mêmes résultats. D'après Ehrlich et son école (Levaditi 1902), les granulations neutrophiles constituent une catégorie spéciale, caractérisée par leur affinité *exclusive* vis-à-vis des mélanges neutres. Beaucoup d'auteurs doutent de cette dernière assertion. Il résulte de mes propres observations, que les neutrophiles du sang de l'homme et du chat, fixées à la chaleur, se colorent en violacé par le triacide, mais qu'elles absorbent très bien aussi toutes les couleurs acides, notamment, la fuchsine acide, l'éosine, le vert lumière, l'induline, l'aurantia et peut-être l'orange G. Mais elles ne se colorent pas par les teintures basiques, même par le vert de méthyle. Dans ces conditions je ne crois pas que l'on puisse interpréter la teinte violacée que les neutrophiles prennent dans le triacide comme une preuve de neutrophilie ni même d'amphophilie.

Il nous semble plus rationnel d'admettre que les prétendues neutrophiles sont simplement des granulations faiblement

acidophiles. Il est bien reconnu qu'il y a des degrés dans l'acidophilie. Les granulations qui nous occupent possèdent précisément les caractères d'une acidophilie peu accentuée : elles ne se colorent pas nettement par l'orange G, fixent l'induline, etc. Mais quelle est la signification de la teinte violacée prise dans le triacide ? Simplement, selon nous, la preuve qu'il existe dans le triacide, non pas une teinture neutre dont l'existence n'a jamais été chimiquement démontrée, mais une couleur violacée, faiblement acide, plus ou moins analogue à l'induline par exemple.

Quoi qu'il en soit, les réactions que nous venons de décrire, et c'est la conclusion qui nous importe le plus ici, se retrouvent identiques après fixation par le Zenker ou par le Lindsay.

Nous avons enfin étudié les Mastzellen de la moelle osseuse du Cobaye. Jolly (1900) décrit dans des frottis de moelle fixés au sublimé de grandes cellules à grosses granulations colorées en violet par l'hématéine-éosine. J'ai constaté qu'elles se colorent également bien par le vert de méthyle, la thionine, l'Unna, le violet de gentiane. Avec les trois premiers de ces réactifs on observe une certaine métachromasie, à la vérité peu accentuée, mais cependant nette et constante. On aurait donc affaire à des Mastzellen. Mais Jolly signale, et on peut facilement vérifier le fait, que dans certains cas l'hématoxyline-éosine appliquée après le sublimé colore les granulations de ces cellules en rose pâle, ce qui conduit à leur attribuer une certaine affinité pour les couleurs acides, propriété absolument anormale pour une Mastzellen, au moins selon les idées régnantes. Mais n'y aurait-il pas là une action perturbatrice exercée par le réactif chimique et qu'on n'observerait plus après fixation par la chaleur ?

Le tableau ci-dessous résume les réactions de ces granulations après fixation par la chaleur à 120° :

Triacide.....	Violet.
Giemsa.....	Violet rougeâtre.
Fuchsine acide.....	Rouge.
Éosine.....	Rose.
Éosine-orange.....	Rouge.
Induline.....	Gris bleu.
Vert lumière.....	Vert.
Vert de méthyle.....	Violacé.

Bleu méthylène.....	Bleu violacé.
Bleu de toluidine.....	Bleu.
Unna.....	Violet.
Thionine phéniquée.....	Violet rougeâtre.
Safranine anilinée.....	Rouge.
Magenta phéniqué.....	Rouge.
Dahlia.....	Violet (assez pâle).

Les Mastzellen de la moelle du Cobaye présentent donc une affinité certaine pour les couleurs acides, même après fixation par la chaleur. A dire vrai, leur basophilie est plus prononcée que leur acidophilie, car, dans le mélange triacide et le Giemsa, elles se colorent en violet, montrant ainsi une forte affinité pour le pigment basique. De plus, la coloration par les couleurs acides pures n'est jamais extrêmement intense.

Mais, ce qui nous intéresse particulièrement ici, c'est que ces réactions se retrouvent identiques avec les réactifs chimiques, tout au moins avec le Zenker. Le Lindsay n'est pas tout à fait aussi favorable ; il réduit ou même supprime le virage de l'Unna, du vert de méthyle et du bleu de méthylène.

En résumé, la fixation des leucocytes par le Zenker, employé avec les précautions nécessaires, n'altère pas sensiblement les propriétés chromatiques des granulations hématologiques. En opérant comme nous l'avons exposé plus haut, on sera certain de se trouver dans des conditions *comparables* à celles de la fixation par la chaleur. Nous pourrions donc en toute sûreté critiquer ou confirmer les principes de la classification d'Ehrlich.

Colorants. — Le choix des colorants destinés à l'analyse chromatique ne me paraît pas indifférent. Il est *essentiel* d'éviter l'emploi de réactifs additionnés d'un mordant, comme le rouge Magenta phéniqué, la safranine anilinée, etc. L'aniline, le phénol ont pour effet de fixer la teinture sur des substances qu'elles ne coloreraient pas dans les conditions habituelles. Après l'emploi de ces réactifs, la notion, d'ailleurs très relative, d'acidophilie et de basophilie telle que les histologistes la comprennent, perd une bonne partie de sa valeur. On sait, par exemple, qu'un fort mordantage au permanganate de potasse fixe la safranine, colorant nucléaire, avec tant de puissance sur le cytoplasme, qu'il est souvent impossible d'obtenir ensuite une différenciation suffisante.

M^{lle} A. Drzewina (1905) a décrit chez les Ichthyopsidés un certain nombre d'exemples de granulations qui, en raison de leurs réactions chromatiques remarquables, ne rentrent pas dans les catégories d'Ehrlich. Au début de mes recherches, je rencontrai des cas analogues. Je fus cependant frappé de ce fait que les réactions anormales ne se manifestaient qu'avec les réactifs ci-dessus. En faisant abstraction de deux ou trois réactions singulières, tout rentrait dans l'ordre. La classification d'Ehrlich continuait à être applicable. Je fus donc amené à douter qu'il fût correct d'utiliser les colorants additionnés d'un mordant. C'est ainsi que je fus amené à reprendre l'un des exemples les plus remarquables décrits par Drzewina.

Dans le testicule immature de *Raja batis* on trouve des leucocytes appartenant à deux espèces différentes qui renferment, les uns de grosses, les autres de fines granulations. Selon Drzewina, les réactions chromatiques de ces éléments sont les suivantes :

FIXATEUR	COLORANTS	GROSSES GRANULATIONS	FINES GRANULATIONS
Zenker iodé.....	Unna-éosine.	Rouge pâle.	Rouge.
—	Hématoxylino-éosine.	—	—
—	Hém.-aurantia.	Jaune vif.	Jaune pâle.
—	Unna.	Pas de coloration.	Pas de coloration.
—	Violet de gentiane.	—	—
—	Triacide.	Orange.	Rouge vineux.
Lindsay.....	Magenta-Benda.	Rouge.	Vert.
—	Safranine vert lumière.	—	—
—	Unna-éosine.	Bleu.	Rouge.

Les fines granulations n'offrent rien de particulier. Ce sont des acidophiles très comparables aux prétendus « neutrophiles » du sang de l'homme. Les grosses granulations sont plus embarrassantes. Devons-nous de la considération de ce tableau conclure qu'elles ont en effet des réactions aberrantes et qu'elles ne rentrent pas dans la classification d'Ehrlich? Je ne le crois pas. En bonne logique on doit conclure ceci : les grosses granulations sont acidophiles après le sublimé ou le Zenker, basophiles après le Lindsay. Mais nous connaissons

déjà l'action des fixateurs chimiques. (Les observations de Drzewina étaient faites sur des coupes, donc après longue fixation.) Dans le cas particulier, nous devons y ajouter l'influence du mordant, acide phénique ou aniline, contenu dans le Magenta ou la safranine. J'en puis donner la preuve. J'ai retrouvé ces granulations dans l'organe épigonal (le tissu lymphoïde du testicule représente la portion antérieure dégénérée de cet organe) chez *Raja batis* et *Raja ocellata*. J'ai fait trois séries de préparations, par frottis, fixées respectivement à la chaleur, au Zenker iodé (deux minutes) et au Lindsay (une minute). Sur les préparations au Lindsay, j'ai vérifié les faits avancés par Drzewina. Mais la scène change avec les préparations au Zenker et à la chaleur. Ici le Magenta phéniqué, la safranine anilinée ne se fixent plus qu'avec peu d'intensité. Le Magenta et la safranine pure en simples solutions aqueuses ne colorent plus du tout. Il en est de même de la thionine pure et de l'Unna. Mais, par contre, en mordant des frottis à l'acide phénique j'ai pu faire prendre l'Unna et la thionine. Qu'on n'objecte pas d'ailleurs la nécessité d'un mordant à la réussite des préparations au Magenta, à la safranine, etc. Dans le cours de mes recherches j'ai eu d'innombrables occasions de colorer des granulations basophiles avec ces substances en simple solution aqueuse, dans des préparations fixées au Zenker et même à la chaleur.

J'estime donc nécessaire d'écarter résolument de la liste des couleurs destinées à l'analyse chromatique les teintures dans la composition desquelles entre un mordant.

Application des remarques précédentes. — Voici, en conclusion, les règles suivant lesquelles j'appliquerai l'analyse chromatique. A défaut de la chaleur, j'emploierai exclusivement le liquide de Zenker faiblement acétique et non iodé (l'iode est un mordant). La durée d'action sera aussi écourtée que possible, deux minutes, ou moins encore. Ce qui limite une durée de fixation minimum au-dessous de laquelle on ne peut descendre, c'est la nécessité d'obtenir une bonne adhérence sur les lames. J'écarterai absolument le Lindsay, le Flemming, le Dekhuysen même en fixation courte, à plus forte raison les vapeurs d'acide osmique. Tous les réactifs osmiqués sont suspects (Voy. Raie

et Mastzellen du Cobaye). Comme réactifs colorants, nous emploierons tout d'abord les mélanges de couleurs acides et basiques, le triacide et le Giemsa. Le triacide donne une teinte qui varie entre l'orangé et le vert. Avec ce réactif, on obtient la gamme de colorations suivantes :

Orangé, rouge cuivré : très acidophile ;

Rouge à violacé : acidophilie décroissante ;

Violet : amphophile ;

Vert : basophile. Dans le cas d'amphophilie l'action de l'alcool permet de se rendre compte du degré de basophilie. En règle générale, l'alcool enlève d'autant plus rapidement le vert de méthyle que la basophilie est moins caractérisée. Le Giemsa donne lieu à des observations analogues.

Les mélanges de couleurs acides permettent aussi de se rendre facilement compte du degré d'acidophilie ; l'éosine-orange donne une teinte orangée aux granulations les plus acidophiles et une teinte orangé foncé ou rouge, aux autres. Le mélange C (aurantia, éosine, induline) donne lieu aux remarques suivantes. Si nous faisons agir ce réactif sur une granulation peu acidophile ou amphophile, la coloration varie suivant la durée d'action ; d'abord jaune (aurantia), puis rose (éosine), puis brun rouge et enfin noire (induline). Les couleurs se fixent donc *dans l'ordre de leur acidité décroissante*. Il convient par conséquent de colorer pendant un temps assez long (vingt-quatre heures) ; dans ces conditions, si les granulations sont jaunes, on les considérera comme très acidophiles, si elles sont roses, comme moins acidophiles ; si elles sont noires, comme peu acidophiles ou amphophiles.

Il conviendra ensuite d'essayer l'action des couleurs pures, acides ou basiques, en simple dissolution dans l'eau ; on écartera rigoureusement les couleurs mélangées d'un mordant (safranine anilinée, Magenta phéniqué, thionine phéniquée, etc.).

Quant aux colorations successives, elles ne prouvent rien en elles-mêmes. Si une granulation est rouge après l'action de l'Unna-éosine, je n'ai aucun droit de conclure que j'ai affaire à une acidophile. Il se peut que la coloration par l'Unna ait été trop courte ou que l'alcool qui a servi à la déshydratation ait enlevé totalement la couleur bleue. Si, au contraire, la granulation est

bleue, il se peut que l'Unna appliqué pendant un temps trop long ait complètement masqué l'éosine. Que dirions-nous des teintures qui se décolorent mutuellement comme le Magenta et le Benda ? On en est donc réduit à essayer ensuite l'action des couleurs pures. Il était donc bien inutile de faire des colorations successives.

DEUXIÈME PARTIE

CHAPITRE PREMIER

TUNICIERS

HISTORIQUE

En 1859, Rouget constata que la teinte rouge du sang de beaucoup d'Ascidies est due à la présence de corpuscules colorés. Depuis cette époque la plupart des auteurs qui ont étudié les Ascidies ont sommairement examiné les corpuscules sanguins. Mais la question n'a été spécialement étudiée que par Cuénot (1891 *a*) et Knoll (1893). Plus récemment, Seeliger (1894-1907), dans sa monographie des Tuniciers, résume par trois fois (chapitres : Tunique, Sang, Tissu mésenchymateux), les connaissances acquises et ses propres idées sur la question.

La question est tellement complexe qu'il y a lieu de faire un exposé historique synthétique, sans se préoccuper de l'ordre chronologique.

Diverses espèces cellulaires. — On peut en distinguer plusieurs.

1° Amibocytes typiques (Cuénot 1891 *a*). Ce sont des cellules de petite taille qui ne manquent jamais. Elles sont amiboïdes. Elles se retrouvent en abondance dans le tissu mésenchymateux et la tunique. Ce sont elles que Kowalevsky (1890-1892) (1) a vues s'accumuler dans la tunique autour d'échardes qu'il y avait introduites. Il démontrait par cette expérience l'origine mésodermique alors discutée de certaines cellules tunicales, en même temps que leur pouvoir amiboïde et phagocytaire. Ces cellules renferment parfois des granulations que Knoll (1893) rapprocha des granulations d'Ehrlich. Elles renferment parfois des débris de phagocytose, et aussi, selon Seeliger, des globules vitellins. Cet auteur rappelle à cette occasion l'opinion de

(1) *Mém. des natural. de Saint-Petersbourg*, 1890.

Krükenberg (1882), d'après qui la circulation des substances assimilables se ferait chez les Ascidies uniquement par l'intermédiaire des globules sanguins.

2° Amibocytes à graisse (Cuénot 1891 *a*). Ils sont constants, souvent très gros. Le protoplasma est entièrement rempli de gros globules adipeux sphériques, qui donnent à la cellule l'aspect « mûriforme ». Le cytoplasma est réduit à peu de chose.

3° Cellules de réserve à vacuoles (Cuénot 1891 *a*); cellules vésiculeuses; Höhlzellen. Ces cellules renferment, en effet, une énorme vacuole sphérique qui réduit le cytoplasma à n'être plus qu'une mince couche périvacuolaire, un peu plus épaisse au niveau du noyau. Elles proviennent des leucocytes typiques. Elles sont encore un peu amiboïdes (Cuénot). Seeliger figure des cellules en voie de diapédèse et déjà pourvues d'une vacuole de petite taille, ce qui confirme, et l'origine et le pouvoir amiboïde de ces éléments. Le contenu de la vacuole devient gris sous l'action de l'acide osmique; des globules gras s'y précipitent; « Cellules de réserve », dit Cuénot. C'est possible, mais peu probable.

Leur destinée est remarquable. Dans la tunique se trouvent d'innombrables et énormes vésicules, qui ont, à la taille près, la structure des cellules vésiculeuses. Löwig et Kölliker (1846), qui les ont découvertes, n'avaient pas reconnu leur nature cellulaire. Schulze combla cette lacune. Hertwig (1872) confirma et montra comment les petites cellules amiboïdes du manteau (identiques à celles du sang), en se creusant d'une vacuole qui grandit peu à peu, se transforment en éléments vacuolaires de la tunique. Les cellules vacuolaires du sang représentent donc des stades d'évolution des vacuoles de la tunique.

Les cellules vacuolaires du sang ne se rencontrent pas toujours. Elles existent dans *Phallusia mamillata* L., *Ascidia mentula* O. F. Mull., etc.; elles sont absentes dans *Ciona intestinalis* L., etc.

Multiplication des amibocytes. — En résumé, les amibocytes typiques donnent naissance à des amibocytes granulés, à des amibocytes à graisse et à des amibocytes vacuolaires. Mais comment se multiplient les amibocytes typiques?

Cuénot (1891 *a*) signale, avec les plus expresses réserves d'ail-

leurs, la glande hyponeurale comme pouvant peut-être jouer un rôle lymphogène, hypothèse qu'il abandonne d'ailleurs plus tard (1897). Seeliger à son tour signale l'existence d'amas cellulaires à l'extrémité des vaisseaux du manteau. Mais il est impossible de décider si on a affaire à des centres formateurs de globules ou à des embolies locales. En revanche, on observe parfois des noyaux en division dans les cellules migratrices du mésenchyme et de la tunique. L'assimilation de ces cellules migratrices aux amibocytes typiques de la cavité générale ne saurait faire aucun doute.

Cellules pigmentées. — Beaucoup d'Ascidies renferment des cellules pigmentées en jaune-orange (*Ascidia mentula*) ou vert jaunâtre (*Microcosmus vulgaris*) ou même brunâtre (*Distaplia*) (Cuénot 1891 a, Caullery 1893... etc.). En général, le pigment est localisé sur de grosses sphérules qui remplissent la cellule et lui donnent un aspect mûriforme. Quelquefois, le cytoplasma est uniformément imprégné. Parfois enfin, il n'y a que quelques granules colorés assez peu volumineux.

Le pigment rouge est, comme l'a montré Cuénot, très résistant aux agents dissolvants.

Chez certaines Ascidies on a trouvé (Maurice 1888) des Protococcacées parasites. Généralisant imprudemment, on a voulu (Lubarsch) considérer toutes les cellules pigmentées jaune verdâtre des Ascidies comme des organismes étrangers. Rien n'autorise cependant, fait remarquer Seeliger, à considérer les cellules pigmentées jaune verdâtre du *Microcosme*, par exemple, comme des algues parasites.

OBSERVATIONS.

J'ai étudié : *Ascidia mentula* O. F. Mull., *Phallusia mamillata* L., et *Ph. sanguinolenta* Cuv., *Polycarpa varians* Hell., *Ciona intestinalis* L., *Cynthia papillosa* L., *Microcosmus Sabatieri* Roule, *Molgula impura* Hell. J'ai dû me borner à l'étude de ces quelques types et je n'ai pas abordé les Synascidies en raison de la grande difficulté qu'offre l'étude du sang des Tuniciers.

Technique. — Le sang des Ascidies est fort difficile à étudier. Les réactifs fixateurs ont une telle action sur les éléments cellulaires qu'il serait parfaitement impossible d'homologuer, sans un travail préliminaire, les cellules qu'on peut observer sur le frais avec celles que l'on aperçoit dans une préparation fixée. Pour éviter toute espèce de confusion, il est nécessaire, tout d'abord de bien distinguer les espèces cellulaires visibles dans le sang frais, puis de faire agir les réactifs fixateurs sur la platine même du microscope. On aura ainsi de singulières surprises.

Mieux encore, on verra que certaines cellules peuvent présenter à l'état frais des aspects absolument variables. Les figures 5, 6 et 7 représentent une même espèce cellulaire à divers états. Cette étude, qui doit être faite avec un grand soin, permettra de dresser un catalogue des diverses espèces cellulaires.

La fixation histologique peut se faire au moyen du Zenker qui ménage assez bien les cellules. Comme liquide osmique, le Dekhuysen donne de bons résultats. Les globules ne collent pas toujours bien sur les lames. La réussite dépend un peu de l'individu auquel on s'adresse et beaucoup du tour de main. Il faut déposer une goutte de sang sur une lame, laisser sédimenter les globules pendant environ trente secondes, puis déposer le fixateur à côté de la goutte de sang, au moyen d'une pipette qu'on approche très près de la lame. Le liquide coule et se mélange au sang, sans remous. Un certain nombre de globules se trouvent saisis et fixés au porte-objet.

Leucocytes hyalins, stades I et II. — Ce type cellulaire, qui ne manque jamais, correspond aux amibocytes typiques de Cuénot (Pl. I, fig. 46, 47, 56, 57 et 60).

Les plus jeunes (stade I) sont fort petits. Ils sont constitués d'un petit noyau sphérique de 2 μ rempli de grains de chromatine. Le protoplasma forme une mince bande protoplasmique autour du noyau. L'ensemble peut n'atteindre que 3 à 4 μ . Le protoplasma se développe à mesure que l'élément évolue. Jamais le diamètre total ne dépasse 7 μ . (stade II).

Ces éléments sont amiboïdes (fig. 1, p. 34) et phagocytaires; on les retrouve dans tout le tissu mésenchymateux et dans la tunique. On les rencontre dans toutes les espèces. Cependant

ils sont particulièrement rares et petits dans *Phallusia mamillata* L. où Cuénot (1891 a) décrit cependant des amibo-

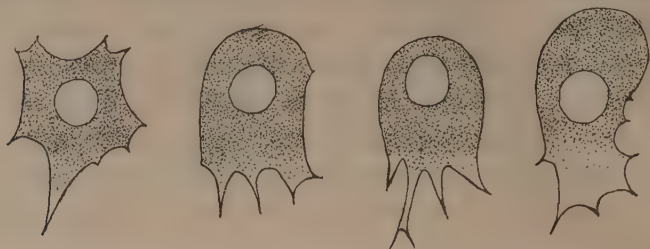


Fig. 1. — *Microcosmus Sabattieri* Roule. — Trois formes successives prises par un leucocyte hyalin, en l'espace de 45 secondes.

cytes typiques de 10 μ . Il a dû être trompé par les formes amiboïdes des cellules vésiculeuses (voir plus loin).

Leucocytes granulés. — A partir d'une certaine taille les leucocytes se chargent de granulations (Pl. I, fig. 54, 55, 58, 59, 61). Le noyau des cellules granulées ressemble beaucoup à celui des leucocytes précédents. De plus, on observe parfois (Pl. I, fig. 54, 55) tous les passages entre les deux

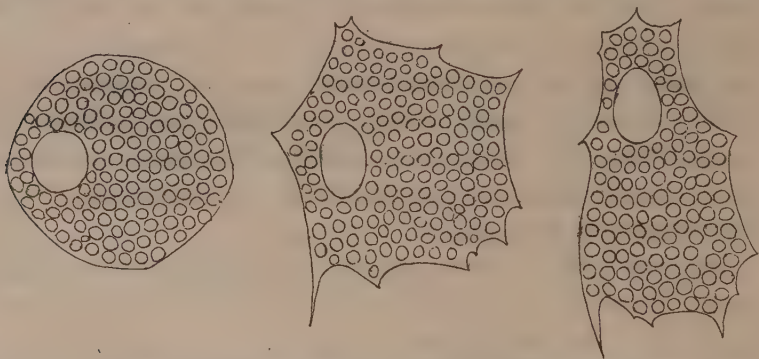


Fig. 2. — *Microcosmus Sabattieri* Roule. — Trois formes successives prises par un leucocyte granulé, en l'espace d'une minute.

espèces d'éléments, de sorte que leur filiation n'est pas douteuse. Les cellules granulées, quoique surchargées de produits de sécrétion, sont encore très amiboïdes (fig. 2, p. 34).

L'aspect et les réactions des granulations varient avec les espèces. Dans *Cynthia papillosa* L. (Pl. I, fig. 61) les granulations sont assez fines, sphériques, peu serrées, et franchement acidophiles.

Microcosmus Sabattieri Roule possède au contraire des cellules absolument bourrées de granulations assez grosses très serrées, masquant totalement le noyau. Leur réaction est très nettement amphophile. Non seulement elles se teignent en violet par le triacide, en noirâtre par le mélange C, mais encore elles absorbent avec une égale intensité toutes les couleurs, qu'elles soient basiques ou acides.

Plus remarquable est le cas de *Polycarpa varians* Hell. Dans le sang de cette espèce on trouve deux sortes de cellules granulées. Les unes, qui mesurent au plus 8 μ (Pl. I, fig. 54, 55) se reliaient sans difficulté aux plus grands leucocytes (stade II). Elles sont bourrées d'un grand nombre de fines granulations tout aussi nettement amphophiles que celles de l'espèce précédente. Mais, chose singulière, traitées par l'Unna pur, ces granulations prennent une coloration rougeâtre métachromatique parfaitement nette qui rappelle celle des Mastzellen des Vertébrés. C'est de beaucoup le plus bel exemple de métachromasie que j'aie observé chez les Invertébrés. Ces éléments sont très évidemment les homologues de ceux que nous avons rencontrés dans *Microcosmus* et dans *Cynthia*. Il n'en est pas de même des suivants.

Ceux-ci sont plus volumineux, atteignent 13 μ et présentent sur le vivant l'aspect d'une cellule « mûriforme ». Ils ont une membrane, un petit noyau compact et sont bourrés par un petit nombre de grosses granulations sphériques (Pl. I, fig. 53). Ces granulations sont parfaitement amphophiles, mais elles diffèrent des fines granulations par l'absence de toute métachromasie : l'Unna les teint en bleu franc. Par leur aspect général, ces cellules rappellent beaucoup les cellules sphéruleuses des Mollusques, des Arthropodes et des Éponges, que nous étudierons plus loin.

Je n'ai jamais observé aucun intermédiaire entre ces éléments et les autres leucocytes.

Cas de *Phallusia mamillata* L. — On ne trouve pas dans le sang de *Phallusia mamillata* de cellules granulées analogues à celles que nous venons de décrire. Par contre, on observe de bien singuliers éléments dont nous ne connaissons l'analogue nulle part ailleurs.

A l'état frais, ce sont des cellules parfaitement sphériques, nullement amiboïdes, où l'on ne voit rien autre qu'une volumineuse vacuole excentrique également sphérique. Fixée et colorée (Pl. I, fig. 49), la cellule se résout en un amas de granulations. La grosse vacuole se montre à un fort grossissement entièrement constituée par une masse de très fines granulations sphériques. L'espace semi-lunaire compris entre la limite cellulaire et la grosse vacuole est rempli par une demi-douzaine de grosses granulations parfaitement homogènes, entre lesquelles on aperçoit un petit noyau de 2 μ . composé de cinq ou six granulations chromatiques. Il n'y a pas de membrane cellulaire. L'ensemble mesure 12-14 μ .

Quand on injecte du bleu de méthylène dans la cavité générale d'une *Phallusia*, la vacuole reste absolument incolore, tant que la cellule n'est pas altérée. Inversement le bleu se fixe sur les grosses granulations.

Les fines granulations contenues dans la vacuole sont amphophiles; elles ont cependant plus d'affinité pour les couleurs acides que pour les couleurs basiques. Le triacide les teint en violacé (comme les neutrophiles des Mammifères); le mélange C en rose grisâtre; les autres couleurs acides se fixent sans difficulté; par contre, le vert de méthyle ne les teint que faiblement et l'Unna plus faiblement encore.

Quant aux grosses granulations, elles se colorent en rouge cuivré par le triacide, en jaune par le mélange C, mais refusent absolument le vert lumière, l'éosine, l'orange, le vert de méthyle, l'Unna, la safranine.

On pourrait sans doute considérer les fines granulations qui remplissent la vacuole comme des granules hématologiques. Rien n'est plus douteux en ce qui concerne les grosses granulations, dont la nature n'est peut-être pas même albuminoïde.

Quelle est la signification de ces singulières cellules? La figure 48, Pl. I, représente un leucocyte au stade II renfermant quelques granulations. Les réactions chromatiques de ces granulations sont les mêmes que celles de la grande vacuole. Je crois à leur identité. Dans ces conditions il y a lieu d'admettre comme possible une filiation directe entre les deux sortes d'éléments. Les grosses granulations se développeraient

ultérieurement. La grosse vacuole et ses fines granulations constitueraient le reste du protoplasma refoulé et réduit. Cette hypothèse ne nous apprend rien sur la nature des grosses granulations. Tout ce que je puis dire, c'est qu'elles ne sont sans doute pas de nature albuminoïde. Peut-être représentent-elles des produits d'excrétion ? C'est possible. Ces cellules sont fort nombreuses et la masse de matières de rebut qu'elles contiendraient serait loin d'être négligeable. Nous aurons l'occasion de rencontrer, dans d'autres groupes, des leucocytes qui exercent effectivement des fonctions excrétrices.

Molgula impura Hell., enfin, ne possède que de rares leucocytes granulés. J'ai même cru pendant longtemps qu'ils manquaient entièrement. Sur des préparations, très bien fixées, j'ai pu en apercevoir quelques-uns (Pl. I, fig. 58, 59).

Les granulations n'étaient pas absolument inconnues dans le groupe des Tuniciers. Knoll (1893) avait décrit chez les Salpes, de grosses et de petites granulations se colorant en vert, violet, rouge cuivré, ou même en orange par le triacide, après fixation par l'acide osmique, en rose ou bleu par l'hématoxyline-éosine, après le liquide de Kleinenberg. Toutes les granulations d'une même cellule étaient d'ailleurs semblables sous le double rapport du volume et de la colorabilité.

Cellules adipeuses. — Ce sont les amibocytes à graisse de Cuénot. Elles sont extrêmement constantes. On les trouve dans toutes les espèces et toujours en très grande abondance.

Toujours, elles sont bourrées d'un grand nombre de globules gras de sorte qu'elles présentent l'aspect « *mitriforme* ». L'acide osmique colore ces globules en noir et ne laisse, par conséquent aucun doute sur leur nature adipeuse.

L'aspect des cellules adipeuses ne diffère guère selon les espèces que par le volume. Dans *Molgula impura* Hell., elles sont énormes et atteignent 40 μ . Dans *Phallusia*, *Cynthia* (fig. 3, p. 37), *Microcosmus*, elles sont notablement plus petites et mesurent 8 μ au maximum.

In vitro, dans des conditions où les autres cellules ne s'altèrent pas, elles prennent un contour irrégulier et poussent



Fig. 3. — *Cynthia papillosa*. — Cellule adipeuse. Gr. 1300.

de petits prolongements. Je n'ai jamais pu acquérir la certitude qu'il ne s'agit pas d'un phénomène d'altération. Cuénot, cependant (1891 *a*), pense que, malgré leur surcharge graisseuse, elles ont gardé un certain pouvoir amiboïde.

Incontestablement, conformément à l'opinion du même auteur, les cellules adipeuses proviennent des leucocytes (I et II) par dépôt de globules de graisse dans leur protoplasma. La figure 4, page 38, représente quelques stades intermédiaires qui se rapportent à *Molgula impura* Hell.

Cellules vacuolaires. — Cuénot (1891 *a*) les avait signalées dans la plupart des espèces qu'il avait étudiées. Elles représentent,

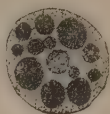
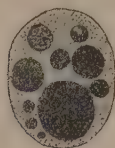


Fig. 4. — *Molgula impura* Hell. — Deux jeunes cellules adipeuses. Gr. 1300.



Fig. 5. — *Phallusia mamillata* L. — Cellules vacuolaires. A gauche : cellule vivante ; à droite : après traitement par l'acide osmique, de nombreuses particules grasses se sont précipitées dans la vacuole.

selon Hertwig, une phase de développement des cellules vacuolaires de la tunique.

On les rencontre dans presque toutes les espèces, mais avec inconstance et en nombre extrêmement variable. Elles sont toujours très abondantes dans *Ascidia mentula* O. F. Müll., *Phallusia mamillata* L., et je les ai spécialement étudiées dans cette dernière espèce.

A l'état frais, les cellules vacuolaires se présentent sous la forme d'une sphère relevée en un point d'une petite éminence conique (fig. 5, p. 38). La plus grande partie de la cellule est constituée par une énorme vacuole. Le protoplasma est réduit à une mince couche périphérique. Le noyau est logé dans l'éminence conique. Le contenu vacuolaire est souvent parfaitement hyalin ; quelquefois, on y voit un amas irrégulier de granulations animées d'un mouvement brownien.

Cuénot les dit peu amiboïdes. Seeliger donne des figures originales de cellules vacuolaires présentant un contour plus ou moins irrégulier.

En réalité, elles sont extrêmement amiboïdes. Si on observe une goutte de sang dans une lame creuse recouverte d'une lamelle, bordée à l'huile, on pourra suivre leur mouvement



Fig. 6. — *Phallusia mamillata* L. — Cinq formes successives prises par une cellule vacuolaire en l'espace de deux minutes. On voit la vacuole diminuer peu à peu d'importance, et l'élément manifester ses propriétés amiboïdes.

pendant une demi-heure. Mais le manque d'oxygène ne tarde pas à provoquer des altérations. Néanmoins, je crois qu'on ne peut considérer comme normaux les phénomènes qu'on observe pendant les cinq ou six premières minutes.

Dans ces conditions, on ne tarde pas à voir diminuer, d'une

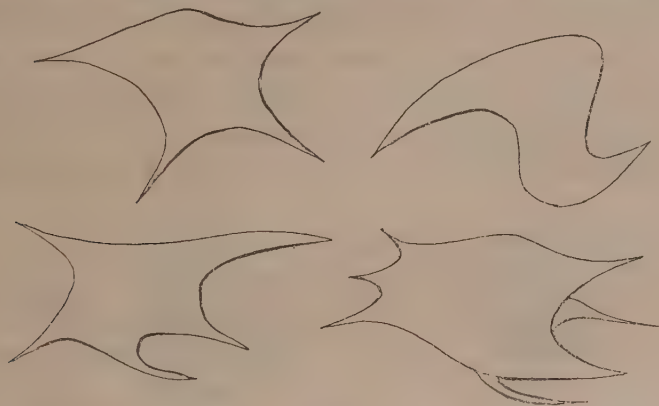


Fig. 7. — *Phallusia mamillata* L. — Quatre formes successives prises, en l'espace de deux minutes, par une cellule vacuolaire, après disparition de la vacuole.

manière d'abord inexplicable, le nombre des cellules vacuolaires. On constate que la bordure cytoplasmique de la plupart de ces éléments pousse des pseudopodes à large base (fig. 6, p. 39). En même temps, la région que contient le noyau s'étale. Enfin les limites de la vacuole deviennent peu à peu imprécises et toute distinction disparaît. La cellule continue à pousser des pseudopodes dans divers sens et peut se déplacer assez vite (fig. 7, p. 39). La cellule est-elle bien vivante? Certainement : il suffit d'imprimer au microscope une forte

secousse pour la voir s'arrondir assez vite et retirer ses pseudopodes. Mais la vacuole ne réapparaît pas. Qu'est-elle donc devenue? Instillons sous la lamelle une goutte d'acide osmique : l'élément s'arrondit brusquement et la vacuole réapparaît réalisant l'aspect de la figure 5 (à droite). Le mélange de Zenker les déforme et les rend absolument méconnaissables. Jamais, si nous n'avions vu le phénomène se produire sous nos yeux, nous n'aurions rapproché les cellules déformées par le Zenker des cellules vacuolaires telles qu'on les observe à l'état frais. Quand les cellules vacuolaires sont jeunes et de petite taille, la modification due à l'action des réactifs fixateurs est moins importante. Fréquemment, la vacuole est conservée (Pl. I, fig. 51, 52).

Ces éléments sont très certainement phagocytaires, car après injection d'encre de Chine, j'ai observé des particules phagocytées. J'en ai vu un certain nombre extérieures à la vacuole (fig. 8, p. 40). La plupart des cellules étaient tellement bourrées d'encre qu'on avait peine à reconnaître leur nature et la position des grains d'encre absorbés. S'en trouvait-il dans la vacuole? C'est ce que je n'ai pu décider.

Les vapeurs d'acide osmique les fixent bien sans les altérer.

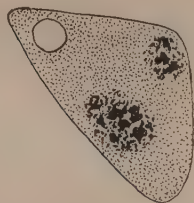


Fig. 8. — *Phallusia mamillata* L. — Cellule vacuaire ayant phagocyté de l'encre de Chine; la vacuole a presque complètement disparu.

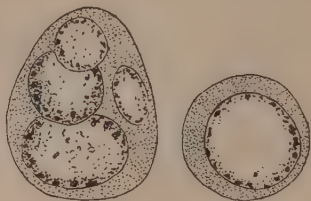


Fig. 9. — *Phallusia mamillata* L. — Deux jeunes cellules vacuolaires fixées par les vapeurs d'acide osmique. La quantité de substance grasse précipitée est encore peu importante. Comparer avec la figure 5.

Comme Cuénot l'a remarqué (1891a), le contenu de la vacuole se colore tout entier en gris. De plus, il s'y forme un précipité (fig. 5, à droite), d'autant plus abondant que la cellule est plus grande, et par conséquent plus âgée. Dans les petites et jeunes cellules, il n'y a que quelques grains noirâtres situés sur le pourtour des vacuoles (fig. 9, p. 40). On doit donc conclure,

avec Cuénot, que la vacuole renferme une substance grasse peu abondante, d'ailleurs. Elle renferme vraisemblablement aussi une matière albuminoïde qui se précipite en grains et en amas irréguliers sous l'action des fixateurs et prennent les colorants.

Selon Cuénot (1891*a*), les cellules vacuolaires proviennent des amibocytes typiques (nos leucocytes stades I et II). D'autre part, Hertwig pense qu'elles se développent aux dépens des cellules migratrices de la tunique. Ces derniers, sans aucun doute, ne sont que des leucocytes. Ces assertions sont exactes. Les figures 31 et 32, Pl. I, représentent divers stades de la transformation d'un leucocyte en cellule vacuaire. On sait d'autre part que les cellules vacuolaires finissent par se transformer en ces énormes vacuoles qu'on rencontre dans la tunique.

Autres éléments. — Tous les éléments décrits ci-dessus se laissent facilement ranger en une série continue. Il en est d'autres dont la signification est rien moins qu'évidente.

Dans *Phallusia mamillata* L., on observe un certain nombre (environ 1 p. 100) de cellules sphériques mesurant environ 8 μ . A l'état frais l'ensemble de la cellule apparaît comme vaguement granuleux. Fixées et colorées (Pl. I, fig. 50), on y voit une sorte de grosse vacuole dont le contenu présente une structure réticulée très régulière. Le protoplasma est réduit à une couche périvacuolaire et à un petit amas contenant un noyau. Peut-être est-ce une variété de cellules vacuolaires.

Dans *Molgula impura* Hell., on trouve, après fixation et coloration, des éléments sphériques ou ovalaires contenant un noyau pariétal et un cytoplasme creusé de nombreuses petites vacuoles, l'ensemble a un aspect spumeux. Je n'ai jamais pu arriver à découvrir l'aspect que ces cellules présentent à l'état frais.

Les hématies décrites par Cuénot dans *Molgula appendiculata* et que Knoll déclare n'avoir pas retrouvées sont sans doute des cellules vacuolaires. Leur taille, qui peut atteindre jusqu'à 115 μ et la position pariétale de leur noyau, sont des arguments en faveur de cette opinion.

Cellules pigmentées. — Enfin, on trouve souvent dans le sang des cellules pigmentées, dont l'étude, en raison des difficultés

spéciales que soulève la question du pigment, sortirait du cadre de ce travail. Je me contenterai de faire quelques remarques.

Selon Cuénot (1891 *a*), les cellules pigmentées d'*Ascidia mentula* O. F. Müll. se développent aux dépens des amibocytes typiques (leucocytes hyalins). Le fait est exact : on rencontre souvent les stades intermédiaires.

Bien que ces cellules se rencontrent dans le sang, elles n'y prennent pas naissance. Elles se développent *exclusivement* dans le tissu conjonctif et peut-être aussi dans la tunique. J'ai trouvé des échantillons d'*Ascidia mentula* O. F. Müll. ne présentant que quelques taches pigmentaires autour des siphons. Le sang était totalement dépourvu de cellules pigmentées. Quelle est la cause de ce développement pigmentaire ? Dans le cas d'*Ascidia mentula* O. F. Müll., il m'a semblé que le développement du pigment est en rapport avec la formation des produits génitaux, phénomène d'ailleurs bien connu.

Le pigment qui imprègne ces cellules est très résistant à la plupart des agents chimiques. Il est insoluble dans l'alcool, l'éther, le chloroforme, etc.

Certaines cellules à pigment vert jaunâtre ont été reconnues n'être que des Zoochlorelles. Quelques auteurs, notamment Lubarsch, ont voulu considérer *toutes* les cellules à pigment vert jaunâtre, comme des algues parasites. Rien n'est plus imprudent. Seeliger fait remarquer que dans beaucoup de cas, rien n'autorise cette conclusion. Dans *Phallusia mamillata* L., par exemple, les cellules pigmentées ressemblent à un amas de petites algues ovalaires ; mais on peut, dans des conditions convenables, apercevoir un noyau unique au centre de l'amas ; de plus et surtout, le pigment jaune verdâtre qui imprègne l'élément présente les caractères de résistance du pigment orangé d'*Ascidia mentula* O. F. Müll. La teinte vert jaunâtre est conservée intacte dans des préparations passées à l'alcool et montées au baume. Dans les mêmes conditions le pigment d'algues parasites aurait totalement disparu.

Multiplication des leucocytes. — La glande hyponeurale ne peut d'aucune manière être considérée comme un organe lymphogène. Les éléments qui la composent sont beaucoup plus volumineux que les plus jeunes leucocytes. J'ai retrouvé, avec

quelques difficultés, les amas cellulaires situés à l'extrémité des vaisseaux sanguins du manteau. Je n'y ai rien vu qui puisse les faire considérer comme des centres formateurs de leucocytes.

On ne trouve pas, au moins je n'ai pas trouvé, de divisions cellulaires dans les globules du sang circulant. Je pense donc que la multiplication doit se produire dans le tissu conjonctif. Il n'est pas très rare d'y voir de jeunes leucocytes encore dépourvus de granulations avec un noyau en voie de division.

En résumé, les Ascidies possèdent des leucocytes, les uns hyalins (stades I et II), les autres granulés. Les seconds proviennent des premiers par simple développement de granulations dans leur protoplasma. Ces granulations varient de l'acidophilie pure à l'amphophilie parfaite. Les cellules vacuolaires de la tunique se développent également aux dépens des leucocytes (stade II). On les rencontre parfois dans le sang quand elles sont encore jeunes. A leur état d'évolution le plus avancé, elles sont exclusivement cantonnées dans la tunique. Ce n'est qu'exceptionnellement (fausses hématies incolores de Cuénot?) qu'on les peut observer dans le sang circulant. Les cellules adipeuses si abondantes et si constantes se développent également aux dépens des leucocytes (stade II). Les résultats précédents peuvent être considérés comme définitivement acquis. Mais il reste encore des points à élucider. Nous avons vu qu'il existe parfois des cellules qui ne rentrent pas dans les catégories précédentes. D'autre part, je n'ai jamais pu trouver d'individus où la régénération sanguine fût assez active pour pouvoir me faire une opinion ferme sur le mode de remplacement des éléments usés. Il y a lieu en outre de faire une étude plus complète des cellules pigmentées.

CHAPITRE II

MOLLUSQUES

A. — Gastéropodes.

LE SANG

Historique. — Les globules du sang des Gastéropodes ont été peu étudiés. Leydig (1850) les signale pour la première fois chez *Paludina vivipara* Müll. Cattaneo (1889) les étudie chez *Helix*. Ce dernier se préoccupe surtout de la structure cytoplasmique et de la formation des pseudopodes. Il montre de plus (1891) que les leucocytes d'*Hélix* en état de vie ralentie sont beaucoup moins amiboïdes qu'à l'état de vie active. Cuénot (1891 *a*) observe que le cytoplasma des leucocytes des Gastéropodes est assez fortement granuleux. Ces granulations seraient constituées par un ferment. Le même auteur (1896 *a*, 97) étudiant plus spécialement la Paludine, observe de nombreuses divisions directes et indirectes dans les plus jeunes leucocytes.

Espèces étudiées. — *Patella vulgata* L., *Trochus magus* L., *Paludina vivipara* Mull., *Natica* sp?, *Buccinum undatum* L., *Murex trunculus* L., *M. brandaris* L., *Purpura lapillus* L., *Littorina neritoïdea* L.

Scaphander lignarius L., *Philine aperta* L., *Pleurobranche aurantiacus* Risso, *Pleurobranchea Merckeli* Lueue, *Tethys leporina* L., *Doris tuberculata* L., *Doris pilosa* O. F. Müller, *Eolis papillosa* L., *Helix pomatia* L., *Helix aspersa* Müll., *Lymnea stagnalis* L., *Lymnea auricularia* L., *Planorbis corneus* L.

Observations. — Il y a peu de choses à dire sur les leucocytes du sang des Gastéropodes. Ce sont, sauf chez les Pulmonés où ils sont plus volumineux, des cellules d'assez faible taille (6-15 μ). Ils appartiennent tous à la catégorie des leucocytes hyalins et il semble, de prime abord, n'exister qu'une seule espèce cellulaire. Cependant, on peut facilement se rendre compte qu'ils subissent une évolution au sein même du liquide sanguin et on peut distinguer deux stades successifs. Les plus jeunes (stade I) sont aussi les plus petits; leur faible taille est due à la réduction de leur cytoplasma. Le noyau est toujours sphérique; des mitoses s'y rencontrent très fréquemment. (Pl. II, fig. 68, 71). Les plus

âgés (stade II) sont au contraire riches en cytoplasma et par conséquent plus volumineux. Le noyau, sphérique au début, se déforme fréquemment, s'étire en forme de biscuit, prend l'apparence irrégulière d'un noyau polymorphe ou même se divise complètement en plusieurs masses indépendantes (Pl. II, fig. 58 à 61, 68 et 69). A ce stade, les mitoses sont devenues extrêmement rares. L'apparition d'un noyau lobé ou multiple n'est aucunement, comme on l'a cru, le prélude d'une division directe que je n'ai jamais observée. Il y a simplement lieu de rapprocher les noyaux polymorphes ou multiples des globules du sang des Gastéropodes, des noyaux analogues bien connus dans les leucocytes des Vertébrés.

Le cytoplasma des leucocytes présente, surtout chez les plus âgés d'entre eux (stade II), une remarquable affinité pour les colorants acides. Il se teint avec une énergie des plus remarquables dans l'éosine, la fuchsine acide, le vert lumière, etc. De même, le triacide le colore en rouge vif cuivré. En un mot, il possède les réactions des granulations acidophiles parfaites. Il en résulte, qu'en raison de l'absence de ces granulations chez les Gastéropodes, on est amené à se demander si leur substance n'existerait pas à l'état diffus dans toute l'étendue du corps cellulaire.

Tous ces éléments sont très amiboïdes et phagocytaires. On y rencontre presque constamment des corps étrangers (fig. 10, p. 45) notamment des grains d'un pigment analogue à celui qui est répandu dans le tissu conjonctif (Pl. I, fig. 71). (*Doris*, pigment jaune orange ; *Paludina*, pigment noir, etc.) Les grains d'excrétion sont très fréquents. Les éléments sanguins des Gastéropodes ont vraisemblablement un rôle excréteur.

Les leucocytes se multiplient dans le sang par mitose. Il est assez rare de rencontrer des éléments en division ; mais, dans ce cas, ils sont presque toujours en très grande abondance (Pl. II, fig. 71). Toujours ces mitoses intéressent les plus petits leucocytes qu'on doit, par conséquent, considérer comme les plus jeunes.



Fig. 10. — *Doris tuberculata* L. — Leucocyte hyalin stade II ayant phagocyté une bactérie.

Enfin une dégénérescence fatale achève le cycle évolutif des leucocytes. Le noyau se condense en une petite masse irrégulière, très intensément colorable (pyknose) (Pl. II, fig. 69), puis se fragmente en un certain nombre de boules plus petites (karyorhexie) (Pl. II, fig. 70). Pendant ce temps, le protoplasma semble également subir quelques modifications; une zone achromatique plus ou moins étendue entoure le noyau en dégénérescence et s'étend progressivement dans l'ensemble du protoplasma. Je ne sais quelle est la destinée ultérieure de ces éléments, évidemment destinés à disparaître. Ils doivent sans doute être phagocytés. Cette dégénérescence peut affecter tous les leucocytes, quel que soit leur volume et leur âge. Mais elle se montre plus constamment dans les plus vieux. Dans les individus où le sang est en voie de rénovation, les jeunes leucocytes (stade I) qui sont le siège de mitoses répétées présentent très fréquemment la dégénérescence pyknotique, comme si certains d'entre eux s'épuisaient dans cette crise de multiplication.

Granulations leucocytaires. — Les leucocytes des Gastéropodes ne renferment jamais de granulations. Je n'ai trouvé qu'une exception, *Paludina vivipara* L.

Les leucocytes de cette espèce mesurent environ 7 μ . Le noyau, assez petit (2,5 μ), est sphérique et riche en chromatine. Le protoplasma d'un certain nombre de ces éléments est entièrement rempli de fines granulations, assez nombreuses, sphériques et régulièrement espacées (Pl. I, fig. 70). Elles sont nettement acidophiles; elles prennent une teinte rouge vif par le triacide et se colorent aisément par toutes les couleurs acides mais jamais par les basiques. La masse du protoplasma est peu acidophile.

Cet exemple est unique et remarquable, précisément par cela même. Nous avons vu déjà et nous verrons encore que, dans les autres groupes qui possèdent des granulations hémato-logiques, toutes les espèces en sont pourvues. Reste à expliquer cette anomalie propre aux Gastéropodes. Question d'habitat? La Paludine est un Mollusque d'eau douce, tandis que la plupart de ses congénères sont marins. C'est là une hypothèse inadmissible, car les Lymnées, les Planorbes qui vivent également dans les eaux douces sont dépourvus de granulations.

J'aurais tendance à admettre que les granulations ne se montrent dans le sang des Gastéropodes que dans des conditions particulières, rarement ou presque jamais réalisées pour la majorité des espèces, fréquemment réalisées au contraire pour la Paludine. Cette hypothèse a contre elle la remarque suivante : Parmi les nombreux individus d'autres espèces que j'ai récoltés absolument au hasard, et dans des états physiologiques très variables, il ne s'est jamais rencontré de granulations. Quoi qu'il en soit, il y aurait lieu de rechercher si la Paludine peut, dans des conditions déterminées, perdre ses granulations et en acquérir d'autres ultérieurement. Peut-être, pourrait-on admettre aussi, que la substance des granulations acidophiles existe à l'état diffus dans le cytoplasme des leucocytes des Gastéropodes, comme nous le disons plus haut et qu'elle prend, par exception, une forme figurée chez la Paludine.

ORGANES LYMPHOÏDES

Les Gastéropodes ont-ils des glandes productrices de leucocytes ? Les auteurs en ont décrit un assez grand nombre. Il paraît bien qu'elles sont toutes apocryphes. Mais cette conclusion n'est pas si évidente qu'elle n'ait besoin d'être discutée.

Prosobranches. — La glande de l'oreillette des Prosobranches (R. Perrier 1889, Cuénot 1894 *a*), de même que les houppes de l'oreillette de l'Haliotis (Wegmann 1888) ont été considérées comme organes globuligènes. Cuénot (1897) renonce à toutes ces notions erronées. Il en est de même de la glande branchiale qu'il avait cru pouvoir décrire.

Mais nous devons nous arrêter à la glande néphridienne de R. Perrier (1889). Cet auteur décrit avec soin un organe qu'il considère, au point de vue morphologique, avec raison, semble-t-il, comme le rein gauche dégénéré et modifié. Cet organe est accolé au plafond de la cavité rénale, longe le péricarde et occupe le sommet du dièdre formé par la paroi du corps et la cloison réno-péricardique. Il reçoit directement le sang de l'oreillette. La glande néphridienne n'existe pas chez les Prosobranches primitifs, c'est-à-dire chez les Diotocardes et les Hétérocardes, et aussi chez quelques Ténioglosses (Cérithidés, Mélaniiidés, Cyclostomatidés).

R. Perrier, rectifiant la description inexacte de Bela Haller (1886), donne un aperçu histologique de la structure de l'organe en question. Il est formé de cellules étoilées, anastomosées par leur prolongements, constituant un stroma assez serré. Certaines mailles sont vides. D'autres sont occupées par des globules sanguins. Quelques-unes renferment des cellules *plasmatiques* (1), grands éléments clairs renfermant une petite quantité de protoplasma granuleux, une grande lacune centrale et beaucoup de suc cellulaire coagulé. Enfin, la plupart des mailles sont bourrées d'éléments assez gros à protoplasma granuleux colorable par le bleu de méthylène. Les limites intercellulaires sont peu visibles. On n'y rencontre pas de divisions nucléaires. R. Perrier attribue à cet organe un double rôle de mise en réserve et de lymphogénèse. Il aurait désiré observer nettement de jeunes cellules se détacher du stroma. Aussi, bien qu'il montre dans le plasma sanguin qui imprègne la glande, des îlots de cellules libres, il semble qu'il conserve encore un léger doute relativement à la fonction lymphopoïétique de cet organe. Cuénot (1891 *a*) ne croit pas au rôle lymphogène de la glande néphridienne.

La description de R. Perrier peut être précisée. Dans *Murex trunculus* L. (Pl. I, fig. 78), il existe en effet un réticulum assez serré et de nature cellulaire indubitable (*st*). Les mailles sont assez serrées. Dans ces mailles on trouve : 1° des *cellules sphéruleuses* (*c. sp.*) dont le protoplasma est rempli de sphérules albu-minoïdes. Ces éléments se rencontrent partout dans le tissu conjonctif (voir plus loin) ; ils ne sont donc pas spéciaux à la glande néphridienne ;

2° Des cellules lymphoïdes qui ressemblent beaucoup aux jeunes leucocytes (*c. l.*). Leurs limites intercellulaires sont parfaitement visibles après une bonne fixation (Lindsay). On a beaucoup plus l'impression d'une accumulation leucocytaire que d'un tissu spécial.

On éprouve un certain embarras quand on veut se faire une opinion sur le rôle lymphogène hypothétique de la glande néphridienne. Les cellules qui bourrent les mailles du stroma

(1) Cellules de Leydig.

se rapprochent de très près des leucocytes du sang et il semble bien que nous puissions les identifier.

Ceci étant admis, on doit s'étonner de ne jamais rencontrer de divisions nucléaires dans ces cellules. L'observation nous apprend que, si ralenti que soit le fonctionnement d'une glande lymphogène, on y trouve presque toujours quelques mitoses. Cependant, sur cinquante individus appartenant à une dizaine d'espèces, que j'ai examinés, je n'ai jamais observé la moindre karyokinèse. Dans ces conditions il semble que nous devons écarter toute idée d'un rôle lymphogène de l'organe qui nous occupe.

La question n'est cependant pas aussi simple. Nous avons vu que les leucocytes du sang se multiplient activement par mitose. Si les cellules de la glande néphridienne sont assimilables à des leucocytes, pourquoi n'y trouve-t-on jamais de divisions cellulaires? La question reste donc en suspens.

Quant au rôle de mise en réserve, il devient évident, si nous considérons, ainsi que je crois qu'on doit le faire, les cellules sphéruleuses comme des éléments à réserves. Mais cette fonction n'a rien de spécial à la glande néphridienne, elle est dévolue à l'ensemble du tissu conjonctif, partout où se trouvent des cellules sphéruleuses.

Opisthobranches. — Quand on ouvre une Doris par sa face dorsale, on aperçoit au-dessus des ganglions cérébroïdes un organe lobé, d'une couleur jaune d'or ; c'est la *glande sanguine* des Doridiens, désignée pour la première fois sous ce nom par Bergh (1884) et que Cuvier avait déjà décrite et figurée d'une façon très reconnaissable. Cet organe existe chez tous les Doridiens.

La *glande indéterminée* décrite par Lacaze-Duthiers (1859) au voisinage du cœur de *Pleurobranche aurantiacus* [Risso et qu'on retrouve dans *Pleurobranchea* est un organe de même ordre. Vayssière (1883-1885) puis Pelseneer (1894) ont retrouvé chez beaucoup de Bulléens (*Philine*, *Gasteropteron*, *Acteon*), mais non chez tous, une glande présentant exactement la même situation morphologique. Aucun organe analogue n'a été rencontré chez les Eolidiens.

Kowalevsky (1890) montre à l'évidence que la glande des

Doridiens est phagocytaire. De plus, il croit pouvoir affirmer qu'elle donne naissance aux leucocytes. Cette dernière conclusion, d'abord adoptée par Cuénot (1891 *a*), est repoussée plus tard (1896) par le même auteur. Hecht (1897) décrit avec quelques détails la structure de cet organe. Il se composerait d'un stroma conjonctif à mailles étroites et irrégulières, retenant des cellules à contours peu distincts et à cytoplasma granuleux. Les cellules de la périphérie ressemblent de près aux leucocytes libres du sang. Il confirme l'opinion de Kowalevsky au sujet des propriétés phagocytaires de cet organe, en montrant de nouveau qu'il absorbe les poudres inertes injectées dans le coelome, mais considère le rôle lymphogène comme extrêmement douteux.

Plus récemment, Carazzi (1901) a étudié sommairement ce même organe chez *Doris tuberculata* L. et *Chromodoris*. D'après lui, les noyaux présentent beaucoup de divisions directes, ce qui lui fait admettre sans hésitation le rôle lymphogène.

Dans *Pleurobranchea Meckeli* Lueue (type voisin du *Pleurobranchea aurantiacus* Risso), au contraire, les nombreux globules sanguins qui imprègnent la glande indéterminée ne montrent aucun stade jeune. Dans ce second cas, il rejette donc le rôle lymphogène et ne veut voir dans la glande indéterminée de *Pleurobranchea* qu'une glande close de nature inconnue. Nous ferons remarquer qu'une observation, même sommaire, montre cependant une identité de structure entre la glande des Doridiens et celles des Pleurobranches et il y a lieu de s'étonner que deux organes manifestement si voisins présentent dans deux espèces relativement voisines des fonctions totalement différentes. La question demande donc de nouvelles recherches.

J'ai examiné la glande sanguine dans *Doris tuberculata* L. et *Doris pilosa*. Sa structure histologique a besoin d'être précisée.

De jeunes individus de *Doris pilosa* O. F. Müller fournissent des préparations particulièrement démonstratives. La glande reçoit des vaisseaux émanés directement de l'aorte, qui s'y ramifient abondamment. Les ramifications sont revêtues sur la face coelomique d'une couche épithéliale formée par les cellules

propres de la glande. La paroi des dernières ramifications est excessivement mince. La lumière est plus ou moins oblitérée par une sorte de stroma conjonctif très lâche formé de cellules étoilées anastomosées par leurs prolongements ; dans les mailles sont logés des leucocytes. L'ensemble de ces ramifications



Fig. 11. — Schéma de la structure de l'organe lymphoïde des *Doridiens*. On voit ici trois acini constitués par une paroi propre conjonctive et un revêtement de cellules glandulaires. Dans la cavité des acini se trouve un stroma cellulaire dont les mailles sont bourrées de leucocytes. Un semblable stroma réunit extérieurement des acini entre eux.

recouvertes de leur épithélium sécréteur constitue une glande par éversion.

Dans *Doris tuberculata* L. la structure est essentiellement la même ; mais l'organe est plus compact et les préparations sont plus difficiles à lire. La lumière des ramifications vasculaires est presque entièrement oblitérée par un stroma conjonctif bourré de leucocytes. De plus, ces ramifications sont réunies ensemble par un semblable stroma conjonctif également bourré de leucocytes (fig. 11, p. 51).

En somme, il y a deux choses à considérer dans cet organe : 1° l'ensemble des ramifications vasculaires et de leur revêtement épithélial, qui constituent à proprement parler la glande des *Doridiens* ; 2° un stroma conjonctif intravasculaire, et un stroma

externe, l'un et l'autre également bourrés de globules sanguins.

D'un rôle lymphogène de l'épithélium glandulaire il ne saurait être question. Les cellules glandulaires diffèrent beaucoup des leucocytes. Elles sont plus grandes. Elles renferment normalement de nombreuses inclusions. Le protoplasma est moins compact, moins chromophile que celui des leucocytes, etc.

Les stromas et leurs leucocytes peuvent-ils être considérés comme un foyer de leucopoïèse? Carazzi (1901) pense avoir observé un grand nombre de divisions nucléaires *directes* dans la glande de Doris. J'ai vu dans certaines préparations beaucoup de noyaux déformés, qui, nous le savons, caractérisent un stade de l'évolution leucocytaire, mais pas la moindre division directe indiscutable. Je n'ai jamais observé le stade de la fragmentation protoplasmique consécutive à la division nucléaire, le seul qui soit caractéristique en l'espèce. Enfin, je n'ai jamais vu la moindre karyokinèse, bien que j'aie étudié environ vingt-cinq individus.

Dans ces conditions il semble qu'on doive refuser tout rôle leucopoïétique à la glande des Doridiens. Mais à dire vrai, la question se pose exactement de la même manière que pour la glande néphridienne des Prosobranches et encore, ici, nous nous abstiendrons de conclure.

Par contre, son rôle phagocytaire reste incontestable. J'ai vérifié qu'après injection d'encre de Chine, on retrouve des particules phagocytées non seulement dans les leucocytes, mais aussi dans les cellules glandulaires elles-mêmes.

La glande indéterminée des Pleurobranchidés et des Bulléens a une structure assez voisine. On a vu que Carazzi arrive, en ce qui concerne *Pleurobranchea Meckeli* Lueue, à la notion que cette glande est uniquement phagocytaire, non lymphogène.

Enfin, dans les Aplysiens, l'aorte présente à sa sortie du cœur une assez volumineuse dilatation, la *cristæ aortæ*. Cuénot, qui avait cru y voir un organe leucocytaire (1891 *a*), se range (1897) à l'avis de Mazzarelli (1893) qui a montré qu'il n'en était rien.

Plus récemment, Carazzi (1901) décrit chez *Aplysia limacina*, *A. depilans* et *A. punctata* une double masse de tissu lymphoïde formant une sorte de capuchon sur chacun des ganglions cérébroïdes. On y voit des divisions directes. Il n'y a

pas, d'après Carazzi, de différence entre les plus âgées des cellules de ce tissu et les leucocytes libres du sang, sauf cependant dans les noyaux, qui sont plus irréguliers dans le sang circulant que dans l'organe. Ce tissu lymphoïde est absent chez les jeunes, mais il se développe de plus en plus avec l'âge, s'insinue entre les cellules nerveuses et se ramifie. Je n'ai pas eu l'occasion d'étudier l'organe décrit par Carazzi. Mais cet organe globuligène, fonctionnant *uniquement* par divisions directes, me paraît suspect et les figures de l'auteur sont peu démonstratives.

Pulmonés. — Selon les auteurs, les Pulmonés sont dépourvus d'organes lymphogènes. Des coupes totales et sériées de jeunes *Arions* (15 mm.) *Planorbis corneus* L., *Lymnea stagnalis* L. et *L. auricularia* m'ont confirmé qu'il en est bien ainsi.

CELLULES SPHÉRULEUSES.

Remarquées et sommairement décrites depuis fort longtemps, elles ont reçu les noms les plus divers. Semper les appelait *cellules adipeuses*. La plupart des auteurs adoptaient les noms de *Körnerzellen*, de *cellules mucoïdes* ou de *cellules plasmatiques*. Cuénot (1892) les appelle *Mastzellen* du tissu conjonctif. En 1899, le même auteur montre que ces éléments excrètent le carminate d'ammoniaque injecté dans la cavité générale et propose, en conséquence, de supprimer toutes les désignations purement histologiques et descriptives pour adopter l'expression de *cellules excrétrices*.

Ces cellules se rencontrent dans le tissu conjonctif de tous les Gastéropodes sans exception. Ce sont de grandes vésicules (Pl. II, fig. 65) pouvant atteindre 25-30 μ chez les Pulmonés où elles ont leur taille maximum. Elles ont, sans doute, une membrane (encore que je n'aie pu me faire une conviction à ce sujet). Le noyau est peu visible sur une cellule entière. Sur les coupes minces, on reconnaît qu'il est en général pariétal, échancré et découpé par les granulations qui l'entourent, et qu'il contient un grand nombre de petits grains de chromatine. Il offre aux deux points de vue précédents quelques caractères de ressemblance avec le noyau ramifié des cellules adipeuses

des Hyménoptères, et ce n'est pas là, sans doute, l'effet de hasard, mais celui d'une cause analogue.

Le protoplasma est entièrement rempli par de grosses granulations sphériques, très régulièrement distribuées. Elles atteignent et dépassent parfois le volume du noyau, soit environ 3-4 μ , chez les Pulmonés. D'après Cuénot (1892), ces *sphérules* ont des réactions basophiles (chez les Pulmonés). Les nombreux auteurs qui les ont accidentellement signalés ont toujours remarqué qu'elles se colorent comme les noyaux.

Le fait est en partie exact. Chez tous les Gastéropodes, ces granulations se colorent en effet sans difficulté par les couleurs basiques, mais les mélanges colorants leur donnent une teinte plus ou moins intermédiaire; on peut sans plus de difficulté leur faire prendre les teintures acides. Nous les décrirons donc comme des amphophiles ayant une forte tendance à la basophilie. Un dernier point est à signaler. Très fréquemment, quelques granulations sont un peu moins basophiles que celles qui les entourent, ce qui nous fait penser à une évolution chromatique possible que nous n'avons pas observée dans le cas qui nous occupe, mais que nous retrouverons ailleurs.

Quelles sont les fonctions de ces cellules? L'idée la plus naturelle est celle qui consiste à considérer les granulations comme constituées par une substance de réserve. C'était celle de Semper qui les croyait de nature adipeuse. Cuénot, cependant, affirme qu'il n'y a aucune différence entre les cellules sphéruleuses des Pulmonés en hibernation ou en état de vie peu active, et les mêmes éléments d'individus bien nourris. Ces cellules ne seraient non plus ni phagocytaires ni excrétrices.

Le même auteur (1899) montre que cette dernière conclusion était inexacte. Le carminate injecté dans la cavité générale se fixe dans ces cellules. Le protoplasma renferme des vacuoles et des granules jaunâtres ou incolores. Dans la Paludine, on y trouve des cristaux qui ressemblent à ceux de l'acide hippurique. Le carminate se retrouve dissous dans les vacuoles. Ces éléments fonctionneraient donc comme un rein d'accumulation.

Je suppose que ce sont aussi des cellules à réserves et qu'on doit les comparer aux cellules adipeuses des Insectes. Les sphérules sont-elles des produits d'excrétion? Rien ne le démontre.

D'après Cuénot (1899), le carminate s'accumule dans des vacuoles et ne se fixe pas sur les sphérules. Les teindrait-il, que cela ne prouverait pas leur nature excrétrice. Le bleu de méthylène colore les cylindres-axes qui ne sont pas cependant des produits d'excrétion. Les fonctions excrétrices de la cellule granulée ne seraient d'ailleurs aucunement en contradiction avec les fonctions de mise en réserve. Il n'y a là aucune impossibilité théorique. La cellule du foie des Vertébrés ne fabrique-t-elle pas simultanément du glycogène et de l'urée? Mais je serais incapable pour l'instant de donner une démonstration du rôle soupçonné aux cellules sphéruleuses. Je ne puis signaler qu'un fait. Contrairement à Cuénot, j'ai constaté que les cellules sphéruleuses étaient beaucoup plus rares dans le pied de deux *Helix* qui avaient hiverné (1) que dans ceux qu'on examine en été. Mais on devrait retrouver les cellules vides. Il se peut que la disparition des cellules sphéruleuses se soit produite par phagocytose, ce qui se produit parfois (Cuénot, 1899). La question reste ouverte.

En résumé, les leucocytes des Gastéropodes subissent au sein même du liquide sanguin une évolution qui permet de distinguer deux stades successifs. Le premier (leucocytes hyalins, stade I) est caractérisé par un faible développement du cytoplasma et par un noyau sphérique, le second (leucocyte hyalin, stade II) par un cytoplasme abondant et un noyau souvent plus ou moins polymorphe. Les leucocytes se multiplient par division indirecte, jamais par division directe. Les noyaux polymorphes ne peuvent être interprétés comme des noyaux en voie d'amitose. Aucun Gastéropode, sauf *Paludina vivipara* L., ne possède de granulations leucocytaires.

La glande néphridienne des Prosobranches possède une structure lymphoïde assez typique (stroma réticulé cellulaire, cellules libres retenues dans les mailles). Bien que les cellules libres ressemblent beaucoup aux leucocytes du sang, son rôle lymphogène reste extrêmement douteux.

(1) Les deux individus examinés avaient été réveillés dans une étuve à 22° et conservés trois semaines environ sans aucune nourriture. Y a-t-il là la cause de la disparition des sphérules?

La glande sanguine des Doridiens, la glande indéterminée des Bulléens et des Pleurobranchidés sont des glandes par éversion auxquelles est surajouté un stroma conjonctif dont les mailles sont bourrées de leucocytes. Le rôle lymphogène de cet organe est également fort douteux.

Enfin, les Gastéropodes possèdent des cellules sphéruleuses répandues çà et là dans le tissu conjonctif. Les sphérules sont amphophiles avec affinités basophiles très marquées. Ce sont sans doute des éléments de réserve, peut-être aussi excréteurs.

B. — Amphineures.

J'ai étudié parmi les Polyplacophores : *Acanthochites fascicularis* L., *Chiton marginatus* Pen., *Chiton lævis* Pen.

Pour extraire du sang d'un Chiton, il faut enfoncer une pipette fine et bien rodée dans le tégument dorsal, sur le bord des cérames, jusqu'à ce qu'on sente la résistance cesser. Aspirer doucement avec la bouche. La fixation et la coloration se font par les méthodes ordinaires. Pour les coupes, si on veut voir les granulations du tissu conjonctif, employer le Zenker.

Les *leucocytes* des Chitons n'ont rien de très particulier. Le noyau présente souvent des formes lobées ou incurvées. Ces déformations ne vont pas jusqu'à la division nucléaire directe. Le protoplasma est très chromophile. Il renferme très souvent une à deux vacuoles qui paraissent être vides. Les leucocytes des Chitons sont totalement dépourvus de granulations.

Aucun auteur, à ma connaissance, n'a signalé d'organe lymphogène. J'ai débité en coupes sériees *Chiton marginatus* Pen. et *Chiton lævis* Pen. et je puis affirmer qu'il en est bien ainsi. Je n'ai vu ni mitoses, ni divisions directes dans le sang circulant.

Cellules à granulations du tissu conjonctif. — 1° Cellules de Leydig. — Cuénot (1899) a montré que le carminate d'ammoniaque injecté dans la cavité générale se fixe dans des cellules excrétrices répandues en grande abondance dans le tissu conjonctif. Ces cellules renferment des sphérules de grosseur variable (Pl. II, fig. 29). Ces sphérules ont les réactions des granulations acidophiles, comme je l'ai constaté. Elles peuvent

se colorer au moyen de toutes les couleurs acides, prennent une teinte rouge vif par le triacide, etc. Je crois que ces éléments peuvent être comparés aux cellules de Leydig des Gastéropodes, Crustacés, etc. Ces dernières sont des cellules à réserves (glycogène). Celles des Chitons sont peut-être des cellules à réserves albuminoïdes, ce qui n'aurait rien d'incompatible avec leur rôle excréteur.

2° Cellules sphéruleuses (Pl. II, fig. 64). — Disséminées entre les cellules de Leydig, se trouvent un petit nombre de cellules sphéruleuses. Elles sont parfois arrondies, souvent irrégulières, lobées ou ramifiées. Notablement plus grandes que les cellules de Leydig, elles peuvent atteindre 20 à 25 μ . Elles ne paraissent pas avoir de membrane bien nette. Leur noyau est petit, sphérique ou ovalaire et renferme quelques petits grains de chromatine. Le corps cytoplasmique est entièrement rempli par des sphérules albuminoïdes, nombreuses, mais assez peu serrées. Je ne crois pas impossible que les cellules sphéruleuses ne soient que des cellules de Leydig arrivées au dernier terme de leur évolution.

La réaction chromatique de ces sphérules rappelle de près celle des mêmes formations des Gastéropodes. Elles absorbent toutes les couleurs acides et basiques, ces dernières avec plus d'énergie. De plus, le triacide leur donne une teinte violacée ou rose selon le degré de décoloration par l'alcool; le mélange C les colore en gris noirâtre.

Dans une préparation au triacide bien décolorée, on rencontre toujours, au milieu de la masse des sphérules colorées en rouge, d'autres sphérules qui ont une teinte nettement violacée. Elles sont peu nombreuses, et leur teinte peut varier du violet franc au rouge franc, en passant par tous les violets rougeâtres, et cela dans une même cellule (Pl. II, fig. 64). Il existe donc ici des granulations hétérochromatiques dont nous rencontrerons bien d'autres exemples (voir Historique général et détails au chapitre III, Crustacés). Sans doute faut-il y voir les divers stades d'une évolution dont nous ne saurions dire, *à priori* cependant, s'il s'agit d'une évolution progressive ou d'une régression.

Ces cellules sont-elles excrétrices comme les cellules de

Leydig des Chitons et les sphéruleuses des Gastéropodes ? Je ne l'ai pas recherché et Cuénot ne mentionne pas ces éléments. Quoi qu'il en soit, il est impossible de les confondre avec les cellules de Leydig. Leur forme, leur dimension, la grosseur de leurs granulations et les réactions chromatiques de ces dernières sont nettement dissemblables.

C. — Scaphopodes.

J'ai examiné quelques échantillons de *Dentalium entale* L. Il est impossible d'extraire du sang d'un si petit organisme. Il faut uniquement procéder par coupes. Les fixations étaient faites au Zenker ou au Lindsay, mieux encore, au liquide de Dekhuysen.

Après la célèbre monographie de Lacaze-Duthiers (1856-1858) il est peu resté à glaner chez les Scaphopodes, sauf au point de vue histologique.

Hermann Fol ne dit rien du sang. Plate (1892), seul, signale deux espèces de leucocytes. Les uns, qui mesurent environ 5 μ , ont un petit noyau homogène aux plus forts grossissements, les autres, qui atteignent 10 μ , ont au contraire un noyau clair et vésiculeux. Il y a des formes intermédiaires qui représentent peut-être des stades de développement.

Parmi les leucocytes à noyau homogène de Plate, il faut considérer deux catégories : 1° des éléments vraisemblablement jeunes (leucocytes hyalins, stade I) à noyau riche en chromatine, se différenciant lentement au moment de la décoloration (Pl. I, fig. 67) ; 2° des cellules à noyau pyknotique. Quant aux cellules volumineuses, ce sont les plus nombreuses (leucocytes hyalins, stade II) ; leur noyau ne m'a pas paru particulièrement clair ni vésiculeux. Il est au contraire riche en chromatine. Les formes en fer à cheval ne sont pas rares. On rencontre aussi des noyaux en biseau (Pl. I, fig. 66 et 68).

Il n'y a pas de granulations hématologiques. !

Les auteurs signalent sans insister, dans le tissu conjonctif, des cellules à grosses granulations. Cuénot (1899) montre que ces éléments sont excréteurs au même titre que les cellules excrétrices du tissu conjonctif des Gastéropodes. Ce sont évi-

demment des cellules sphéruleuses. Elles sont généralement allongées, fusiformes; le protoplasma est bourré par des sphérules assez volumineuses mais de grosseur irrégulière, quelque peu amphophiles et plus spécialement basophiles.

Les Scaphopodes n'ont pas d'organe lymphoïde.

D. — Lamellibranches.

Historique. — Les globules du sang des Lamellibranches ont été vus pour la première fois par Lieberkühn (1854) qui les considérait comme des amibes parasites. Divers auteurs les étudièrent très sommairement, et il faut arriver à Flemming (1878) pour trouver des observations plus précises. Dans le sang des Najades, des Scrobiculaires, de la Moule, Flemming observa que les leucocytes possèdent de longs pseudopodes filiformes et pointus. Il discuta la question de savoir si ces formations n'étaient pas dues à l'influence de l'air. Il remarqua qu'elles sont d'autant plus rares que l'observation est faite plus rapidement et qu'il y a même des cellules qui n'ont que des pseudopodes lobés et d'autres qui n'en ont pas du tout. Et il conclut que dans le sang circulant, les prolongements filiformes, quand ils existent, sont rares et courts.

Apathy (1887) n'est pas de cet avis. Dans le cœur d'un *Unio*, tué brusquement puis inclus, on trouve toutes les formes que les globules affectent en dehors de l'organisme. D'après lui, les éléments sanguins se multiplieraient par mitose. D'autre part, il attire particulièrement l'attention sur les globules dépourvus de pseudopodes. Il y aurait donc dans le sang, chez des Lamellibranches, plusieurs espèces de cellules, ce que Geddes (1880) avait déjà remarqué antérieurement en décrivant chez *Pholas* des globules finement granulés, presque hyalins, et des globules beaucoup plus grossièrement granulés.

Cattaneo (1888) complète alors l'étude cytologique des leucocytes des Lamellibranches. On doit, d'après lui, distinguer deux espèces de cellules. Les unes renferment de nombreux grains de *ferment* (ce sont les cellules grossièrement granuleuses de Geddes), les autres sont hyalines et plus petites que les précédentes. Dans les types de taille intermédiaire, on rencontre seulement quelques granulations.

La cellule est, dans son ensemble, formée d'un réseau contractile imprégné d'une substance inerte et hyaline. Les pseudopodes, toujours filiformes mais peu nombreux, sont produits par l'élongation d'une portion du réseau contractile. La plupart des pseudopodes observés avant Cattaneo par les auteurs ne seraient que des produits d'altération formés par une coulée de la substance qui imprègne le réseau contractile. La reproduction se fait par division directe, car il y a des noyaux en haltère et des noyaux doubles.

Cuénot (1891 *a*) n'apporte rien de nouveau. Il signale la généralité des granulations (albuminogènes) et leurs variations de volume. Elles sont plus grosses chez les Lamellibranches d'eau douce.

Griesbach (1892) renverse les termes de la proposition de Cattaneo. Il met bien en évidence par coloration différentielle un réseau et une substance unissante, mais il considère la seconde comme seule contractile. Le premier est inerte. Les pseudopodes seraient naturellement formés par la substance contractile. Il nie la division indirecte. Il a aussi observé des noyaux doubles mais sans pouvoir affirmer la réalité de l'amitose.

Knoll (1893) fournit une assez longue étude sur les globules du sang des Lamellibranches. Les leucocytes sont globuleux, de volume très variable chez un même individu. Les uns sont complètement homogènes, les autres sont bourrés de granulations. Dans *Unio*, *Anodonta*, *Solen* ces granulations se colorent en rouge cuivré par le mélange d'Ehrlich-Biondi et se teignent aussi par l'éosine. Elles sont donc acidophiles. Seules les granulations de *Pectunculus glycymeris* se colorent en violet dans le mélange d'Ehrlich, ce qui caractérise les *neutrophiles* ; traitées par le vert de méthyle pur, les cellules du sang du *Pectunculus* se colorèrent en vert, en bleu ou en violet. Enfin Knoll figure et décrit des stades de division directe des noyaux.

Owsjannikow (1903) remarque dans *Anodonta* l'existence de noyaux multiples. Il aurait observé des divisions directes assez fréquentes.

Carazzi (1896), enfin, observe des divisions amitotiques dans les globules du sang d'huître.

Une importante étude est fournie par de Bruyne (1895). Il

distingue toute une série de formes différentes : 1° des globules hyalins ; 2° des globules granuleux ; 3° des formes de transition à fins granules ; 4° des phagocytes ; 5° des polycaryocytes formés par la confluence de plusieurs phagocytes ; 6° des leucocytes à protoplasma réticulé chargé d'inclusions ; 7° enfin des mégacaryocytes à noyau polymorphe. De Bruyne a fait de nombreuses recherches sur le vivant. Il a vu la phagocytose, la digestion locale de l'épithélium branchial par les phagocytes et la sortie de ces derniers. Pour lui, les pseudopodes filiformes sont dus à l'action des corps étrangers. Il n'y a sur le vivant que des lobopodes.

Technique. — La plupart des auteurs extraient directement le sang du cœur, ce qui mutilé irrémédiablement l'animal. Je désirais au contraire examiner le sang d'un même *Lamellibranche* à de longs intervalles. Le meilleur moyen à employer est le suivant. On effile un tube de verre de manière à le transformer en une pipette fine. On a soin de roder à la flamme l'extrémité effilée. On entr'ouvre légèrement la coquille au moyen du manche d'un scalpel, et on enfonce la pipette dans le pied. Sous l'influence de l'excitation l'animal contracte son pied, ce qui chasse une grosse goutte de sang dans la pipette. On peut faire ainsi deux ou trois ponctions à quelques secondes d'intervalle. Si l'on attend trop longtemps, le pied complètement contracté ne fournit plus de sang. Rien ne servirait d'aspirer avec la bouche. On ne réussirait qu'à boucher l'extrémité de la pipette. L'animal, très légèrement traumatisé, peut survivre indéfiniment à l'opération et en subir beaucoup d'autres semblables.

Le sang des *Lamellibranches* d'eau douce, très peu albumineux, colle difficilement sur les lames. On fixera par les vapeurs d'acide osmique et on laissera dessécher. Les colorations sont difficiles après un semblable traitement. Pour l'étude des propriétés chromatiques, il vaudra mieux opérer de la manière suivante : On dépose une goutte de sang sur une lame ; on y mélange une goutte de Zenker ou de bichlorure de mercure acétique et on laisse sécher. La dessiccation altère les cellules, mais les propriétés chromatiques ne sont pas modifiées. Pour les détails cytologiques on examinera des coupes de branchies ou de manteau.

Le sang des Lamellibranches marins, un peu plus albumineux, colle mieux sur les lames. On dépose une goutte de sang sur le porte-objet, et, à côté, une grosse goutte de Zenker. On incline la lame de manière à mélanger le fixateur et le sang. Grâce à ce petit tour de main, un grand nombre de globules se trouvent fixés sur la lame.

Observations. — J'ai étudié les espèces suivantes : *Arca tetragona* Pallas, *Mytilus edulis* L., *Dressensia polymorpha* v. Beneden, *Pecten maximus* L., *Ostrea edulis* L., *Unio pictorum* L., *Anodonta cygnea* L., *Cardium edule* L., *Tapes decussatus* L., *Tapes pullastra* Montagu, *Tapes perforans* L., *Solen vagina* L., *Solen siliqua* L., *Mya truncata* L., *Scrobicularia piperata* L.

Description et évolution des leucocytes. — Le sang offre à considérer, comme de Bruyne l'avait vu, une certaine variété de cellules, qui ne correspondent aucunement d'ailleurs à des espèces différentes. Ce sont des états d'évolution d'un seul et unique élément.

Nous pouvons considérer comme éléments jeunes, les plus petites de ces cellules qui sont pourvues d'un gros noyau et de peu de protoplasme ; ce sont les globules hyalins de de Bruyne (Pl. II, fig. 46, 57, 62).

A mesure que la cellule avance en âge, son protoplasma s'accroît sans que son noyau se modifie sensiblement tout d'abord (phagocytes de de Bruyne). Enfin cette cellule subit la modification déjà étudiée chez les autres Mollusques ; le noyau se déforme, se lobe, se fragmente même. Les cellules à deux noyaux sont fréquentes (mégacaryocytes à noyau polymorphe). D'autre part, certaines cellules peuvent à un moment donné de leur existence, mais surtout quand elles sont encore jeunes, se charger de granulations qui s'accroissent en nombre et aussi en grosseur et finissent par remplir tout le corps cytoplasmique. Tous les intermédiaires s'observent entre la cellule complètement hyaline et la cellule bourrée de granulations. Le leucocyte complètement rempli de granulations atteint alors la taille maximum ; fréquemment, il renferme un noyau en biseau ou complètement divisé en deux. Il est à remarquer que la fragmentation nucléaire est un phénomène tout à fait indépendant de la formation des granulations. En effet, il existe des cellules granulées à

noyau simple et sphérique et des cellules hyalines à double noyau. Inversement, les Gastéropodes qui n'ont pas de granulations possèdent souvent, au contraire, des noyaux fragmentés.

Réactions chromatiques des granulations. — Au point de vue des réactions chromatiques des granulations nous pouvons de suite établir deux groupes : 1° *Lamellibranches d'eau douce* ; 2° *Lamellibranches marins* ;

1° *Lamellibranches d'eau douce* (*Unio*, *Anodonta*, *Dressensia*).
Le tableau ci-dessous résume les résultats obtenus :

COLORANT.	COLORATION.	REMARQUES.
Triacide.....	Violacée.	Rouge par action prolongée de l'alcool.
Giemsa.....	—	»
Dahlia.....	Violet clair.	»
Unna.....	Bleu verdâtre.	»
Bleu méthylène.....	»	»
Thionine.....	Bleu grisâtre.	»
Orange.....	Orange.	Affinité très marquée.
Éosine-orange.....	Rouge cuivré.	»
Vert lumière.....	Vert.	»

Le triacide donne aux granulations de *Lamellibranches* d'eau douce cette teinte violacée vineuse qui est caractéristique des neutrophiles du sang de l'homme (Pl. II, fig. 52). A ne considérer que cette seule réaction, on pourrait conclure que nous avons en effet affaire à de vrais neutrophiles. Mais les choses ne sont pas aussi simples car le dahlia, la thionine, et même l'Unna se fixent à des degrés divers, quoique faiblement. De plus, toutes les couleurs acides sont absorbées avec la plus grande énergie. Dans ces conditions nous devons conclure à une amphophilie s'accompagnant d'acidophilie très marquée.

Nous devons, d'une manière générale, faire disparaître la catégorie des neutrophiles. Les granulations qu'on y rangeait sont, au moins en ce que concerne les *Lamellibranches*, de simples amphophiles ayant une prédilection plus marquée pour les teintures acides. Sans doute, on nous répondra que de vrais neutrophiles ne se teignent pas par les couleurs basiques ou acides pures, ce qui n'est pas le cas des nôtres. Mais il n'en reste pas moins vrai que nos granulations prennent dans le

triacide la teinte vineuse si caractéristique des neutrophiles typiques du sang de l'homme. D'ailleurs les neutrophiles de l'homme absorbent parfaitement les couleurs acides, et nous avons vu plus haut (p. 23) ce qu'il fallait penser de cette question.

2° *Lamellibranches marins*. — Ici les choses sont plus simples. Les granulations leucocytaires des *Lamellibranches marins* sont toutes purement acidophiles. Elles se colorent en rouge vif par le triacide, absorbent toutes les couleurs acides et refusent les basiques (Pl. II, fig. 48, 51, 56, 63). Ces granulations sont aussi franchement et nettement acidophiles que les granulations des leucocytes éosinophiles du sang de l'homme ou d'autres Vertébrés. Elles n'atteignent pas cependant au degré d'acidophilie des grosses granulations du cheval qui, comme on sait, montrent une affinité spécialement marquée pour l'Orange G, la plus acide de toutes les teintures.

Une question se posait immédiatement. Y a-t-il une relation entre le milieu, eau salée ou eau douce, et la réaction des granulations? On pourrait le penser d'après ce qui précède.

J'ai examiné des *Lamellibranches saumâtres*, notamment, *Scrobicularia piperata* L., *Cardium edule* L., récoltés à Saint-Vaast-la-Hougue, au débouché d'un petit ruisseau, dans un point qu'atteignent périodiquement les marées. Leur sang contient des granulations *acidophiles* où je n'ai pu déceler la moindre basophilie.

D'autre part, j'ai essayé d'acclimater ces mêmes espèces à de l'eau tout à fait douce, par dessalure progressive. *Scrobicularia piperata* L. a assez bien résisté. Au bout de dix jours de séjour dans l'eau tout à fait douce, c'est-à-dire quinze jours après le début de l'expérience, la réaction chromatique des granulations n'avait pas changé. *Cardium edule* L. résiste mal à la dessalure, au moins dans les conditions que je pouvais réaliser. Les granulations ne m'ont point paru être modifiées.

Ces données sont évidemment insuffisantes pour résoudre la question, qui mériterait d'être reprise. Si l'on considère que l'acidophilie est générale chez les *Lamellibranches marins*, que l'amphophilie des *Lamellibranches* d'eau douce se rencontre dans deux familles bien dissemblables, les *Unionidés* et les *Myti-*

lidés, on est porté à croire à une influence du milieu, qu'il reste à démontrer expérimentalement.

Rôle des granulations. — J'ai pu faire sur ce sujet quelques observations, qui, si elles n'ont pas le mérite d'une rigueur absolue, peuvent cependant fournir une indication. Ayant examiné des *Anodontes* vers la fin de mars, au moment où elles reprennent une vie active et au début d'octobre, à l'époque où elles vont hiverner, je fus frappé de la différence de composition de leur sang. Dans les *Anodontes* de printemps il y avait à peu près autant de leucocytes hyalins que de cellules granulées. Les premiers étaient presque tous bourrés de produits d'excrétion (Pl. II, fig. 53). Au mois d'octobre, au contraire, il n'y avait plus que peu de leucocytes hyalins, presque tous dépourvus de concrétions excrétrices. Les cellules granulées étaient, par contre, fort abondantes.

J'ai conservé, du mois de juillet au mois de mars, un certain nombre d'*Unios* dans un aquarium où les conditions de nutrition étaient certainement fort inférieures à celles qui sont réalisées dans le milieu naturel. L'eau y était fréquemment renouvelée et les particules en suspension beaucoup moins abondantes que sur le haut fond de la Marne couvert de débris végétaux, où j'ai récolté les *Unios*. J'ai fait la numération des éléments granulés par le procédé indiqué page 19. En juillet, deux individus possédaient, l'un 92 p. 100 de leucocytes granulés, l'autre 90 p. 100. En décembre, huit individus, parmi lesquels se trouvaient les deux précédents, fournirent en moyenne 79 p. 100 de granulés seulement. Le 8 mars, nous tombons à 59 p. 100. Le 30 mars à 51 p. 100. Je ne sais pas si le nombre absolu des leucocytes a varié, mais je puis affirmer qu'il ne s'est pas élevé. S'il a varié, il n'a pu que s'abaisser. Pendant tout l'hiver, en effet, je n'ai pas rencontré la moindre karyokinèse ni division directe dans les globules du sang. Dans ces conditions, l'abaissement du rapport du nombre des granulés au nombre total ne peut provenir que de la disparition d'un certain nombre de leucocytes à granulations.

De sorte que, malgré l'imprécision de cette expérience, il est peut-être permis d'admettre que les granulations sont des produits de réserve qui sont utilisés dans le cas d'alimentation

insuffisante, ou peut-être normalement pendant la période d'hivernage.

Multiplication des leucocytes. — Il n'y a pas de glande lymphogène chez les Lamellibranches. On a vu dans l'historique, que les auteurs sont en désaccord sur le fait de savoir si la multiplication, qui se fait certainement dans le sang circulant, a lieu par mitose ou par amitose. J'ai rencontré quelques karyokinèses, assez rares à la vérité. Mais je n'ai pas vu d'amitoses certaines. Il n'est pas impossible qu'il s'en produise, que la fragmentation nucléaire, qui est si fréquente, ne s'accompagne parfois de fragmentation protoplasmique. Mais je n'ai pas pu vérifier le fait qui est certainement rare et exceptionnel.

J'admettrai donc que les leucocytes des Lamellibranches se reproduisent par karyokinèse des éléments libres du sang. Ces divisions intéressent toujours des cellules hyalines, jamais des cellules granulées.

ÉLÉMENTS GRANULÉS DU TISSU CONJONCTIF.

Le tissu conjonctif des Lamellibranches a été très étudié. Les auteurs y ont décrit des cellules de plusieurs espèces dont certaines doivent nous intéresser.

Rundzellen. — Kollmann (1875) a décrit dans le tissu conjonctif des Lamellibranches des Rundzellen ou cellules rondes, éléments sphériques, assez volumineux, possédant un petit noyau et un protoplasma absolument bourré de granulations sphériques. Ces cellules rondes restent localisées dans le tissu conjonctif. List (1902) les étudie dans le manteau des Mytilidés, notamment dans *Mytilus galloprovincialis* Lam. Il les sépare des globules sanguins et ne paraît pas supposer qu'il puisse y avoir entre eux une relation génétique. Elles sont d'ailleurs notablement plus grosses. Elles n'existent pas dans toutes les espèces. Chez les Mytilidés précisément, d'après List, on les trouve dans *Mytilus galloprovincialis*, mais elles manquent dans *Mytilus minimus*, *Modiola barbata*, *Modiolaria marmorata*. Elles paraissent, selon le même auteur, contenir une substance de réserve et jouent vraisemblablement un rôle au moment de

la maturation des produits génitaux. Leurs granulations se colorent par les colorants plasmatiques.

J'ai étudié ces cellules, précisément dans le manteau de *Mytilus edulis* L., où elles sont abondantes. Elles sont sphériques, atteignent 15 μ . Le noyau est petit, sphérique, riche en chromatine. Elles ne sont pas rares dans le sang circulant, mais elles n'y atteignent jamais leur taille maximum. Leurs granulations sont purement acidophiles : elles se colorent en un beau rouge cuivré par le triacide, etc., etc.

Ces cellules rondes ne représentent rien autre chose que le dernier terme d'évolution des cellules granuleuses. Ce sont donc des leucocytes. Les figures 57, 56, 55, 54, Pl. II, représentent tous les termes de passage entre les cellules dépourvues de granulations et les plus volumineuses cellules rondes. A la fin de leur évolution les cellules granuleuses se fixent donc dans le tissu conjonctif. C'est d'ailleurs un fait remarquable : les cellules granuleuses de taille moyenne du sang circulant sont toujours dépourvues de pseudopodes. Il semble donc que certains leucocytes, alourdis par leur surcharge albuminoïde, aient perdu le pouvoir de sortir du tissu conjonctif où ils s'étaient préalablement introduits.

Cellules sphéruleuses. — Ces dernières, qui sont plus fréquentes que les cellules rondes, n'ont cependant pas été reconnues de suite par les observateurs. Le tissu conjonctif des Lamellibranches renferme des cellules de Leydig, analogues à celles des Gastéropodes et des Arthropodes et sur lesquelles on a longtemps discuté. Découvertes par Langer (1854) et dénommées plus tard vésicules de Langer (Langer'sche Blasen), elles furent considérées d'abord comme des lacunes (Kollmann 1877, Roule 1887, etc.). Flemming (1878), puis Thiele démontrèrent que ces prétendues lacunes étaient de véritables cellules. Les cellules sphéruleuses ont été sûrement aussi confondues parmi les vésicules de Langer. En effet, ces éléments renferment de grosses sphérules qui se dissolvent assez aisément sous l'influence des réactifs ; il ne reste plus alors qu'une enveloppe renfermant des trabécules protoplasmiques ; l'ensemble présente l'aspect d'une lacune cloisonnée. Récemment même, List (1902) a décrit et figuré sous le nom de Langer'sche Blasen des éléments

à contenu sphéruleux qu'il a rencontrés dans le tissu conjonctif des Mytilidés.

Je n'ai examiné ces éléments que dans le manteau d'*Arca tetragona* Pallas. Ce sont des cellules sphériques de 25 μ remplies de grosses sphérules amphophiles avec affinités basophiles, absolument identiques par tous leurs caractères aux cellules du même nom des Gastéropodes. Il n'y a donc pas lieu de pousser plus loin leur étude.

Du reste elles ont donné lieu aux mêmes remarques. Cuénot (1898) les a considérées comme des cellules excrétrices. Elles sont, en effet, d'après les observations de cet auteur, capables d'absorber le carminate et il les identifie aux cellules excrétrices des autres Mollusques, que nous avons désignées sous le nom de cellules sphéruleuses. Ce rapprochement paraît donc justifié.

En résumé, les Lamellibranches possèdent des leucocytes, généralement de petite taille, les uns hyalins, les autres granulés. Ils se multiplient par karyokinèse, et jamais, sinon très exceptionnellement, par division directe. Le noyau, d'abord sphérique chez les jeunes leucocytes, se déforme, à mesure que la cellule avance en âge, s'étire ou même se fragmente en deux masses indépendantes.

Les granulations sont acidophiles chez les Lamellibranches marins, amphophiles avec affinités acidophiles chez les espèces d'eau douce. La question de savoir si la différence d'habitat est la cause de cette dissemblance histochimique reste en suspens. Enfin, il est possible que les granulations leucocytaires doivent être considérées comme des formations de réserve, car, chez les Anodontes, elles sont bien moins abondantes au début du printemps qu'à la fin de l'automne.

Le tissu conjonctif renferme souvent des cellules granulées fixées. Les unes, les cellules rondes, sont simplement des leucocytes granulés particulièrement bourrés d'inclusion, les autres sont des cellules sphéruleuses identiques aux éléments de même nom des autres Mollusques.

E. — Céphalopodes.**LE SANG.**

Historique. — Cuénot (1891 *a*) fait pour la première fois une étude sérieuse des leucocytes du sang des Céphalopodes. Dans *Sepia officinalis* L., il y a de très nombreux leucocytes de 15 μ , bourrés de granules de ferment « albuminogène ». Ces cellules peuvent émettre quelques pseudopodes courts et pointus. Le noyau est contourné en fer à cheval ou même lobé. Parfois, dans *Eledone Aldrovandi* Raf., cette déformation peut aller jusqu'à la division du noyau en deux moitiés. Fréquemment, on observe des stades de la dégénérescence des leucocytes : les granulations disparaissent, le protoplasma se dissout et laisse le noyau à nu.

Cattaneo (1891) qui examine de nouveau le sang des Céphalopodes, apporte en somme peu de faits nouveaux. Il fait une distinction entre les vrais pseudopodes résultant de l'activité amiboïde et les expansions protoplasmiques qui prennent naissance au moment de la mort de la cellule. Il porte son attention sur les noyaux bilobés ou en fer cheval et veut y voir la preuve d'une multiplication par division directe. Les granulations cytoplasmiques seraient des grains de pigment.

De nouveau, Knoll (1893) reprend la question. Il décrit un réseau nucléaire avec points nodaux et compare assez heureusement les grains cytoplasmiques aux granulations d'Ehrlich. D'après lui, ces formations se colorent en rouge cuivré par le mélange d'Ehrlich-Biondi, après l'acide osmique et en rose par l'hématoxyline-éosine, après le Flemming ou l'acide picrique.

Enfin, Faussek (1894), qui décrit dans un travail dont nous allons reparler, les leucocytes des Céphalopodes, considère les noyaux en biseau ou en fer à cheval comme étant déformés artificiellement par l'action des réactifs.

Observations. — J'ai pu étudier les espèces suivantes : *Sepia officinalis* L., *Sepia elegans* d'Orb., *Eledone Aldrovandi* Raf., *E. moschata* Lam., *Octopus vulgaris* L.

Le sang peut s'extraire à la pipette de l'un des vaisseaux

branchiaux ou simplement du cœur. On obtient de bonnes fixations au moyen des liquides de Zenker ou de Lindsay. Les vapeurs d'acide osmique donnent des résultats inférieurs.

Il n'existe qu'une seule espèce de leucocytes chez les Céphalopodes que j'ai étudiés. Tous sont des éléments granulés (Pl. I, fig. 62, 65). Le fait est digne de remarque. C'est le seul exemple que je connaisse. Dans tous les autres cas, on trouve au moins un certain nombre d'éléments hyalins mêlés aux éléments granulés.

Le noyau contient un certain nombre de petits karyosomes régulièrement distribués. Les formes lobées ne sont pas rares. Elles sont surtout abondantes dans l'*Eledone* (Pl. I, fig. 62, 64, 65), comme Cuénot (1891 *o*) l'avait déjà remarqué. Mais elles ne manquent pas dans les autres types. Elles sont visibles sur le sang frais, donc réelles, indépendantes de toute action des réactifs.

Carazzi (1901) signale, et nous avons fait la même observation, que la déformation nucléaire peut aller jusqu'à la fragmentation. Les figures 64 et 65, Pl. I, représentent en effet des globules à deux noyaux complètement indépendants l'un de l'autre. J'ai observé plusieurs fois que la fragmentation nucléaire peut s'accompagner de fragmentation protoplasmique. La division directe des leucocytes dans le sang est donc un fait, rare, exceptionnel mais certain. Cattaneo (1891) était donc dans le vrai. Mais le fait est bien loin d'avoir la généralité qu'il semble supposer.

On peut se demander quelle est la signification de cette déformation nucléaire. La question se pose également au sujet des noyaux polymorphes des leucocytes de tous les autres animaux. Les segments dont se compose le noyau polymorphe des Mammifères sont unis les uns aux autres par un filament, tandis que les deux moitiés du noyau des Céphalopodes arrivent à se séparer, mais il n'y a là qu'une différence de degré. Dans le cas des Mammifères, on admet généralement que cette fragmentation incomplète du noyau est en relation avec la diapédèse. Il paraît évident qu'un tel noyau offre moins de résistance qu'un noyau vésiculeux. On a même voulu montrer que cette disposition n'est qu'un *effet* de la diapédèse. En pétris-

sant entre les doigts deux boulettes de cire concentriques et de couleur différente et en pratiquant ensuite une coupe médiane, on trouve la boulette intérieure lobée comme un noyau polymorphe. Cette explication est-elle valable pour les Céphalopodes? Je ne le crois pas, car dans la glande lymphogène même, on trouve des cellules qui viennent à peine de se détacher et qui ont un noyau déjà déformé. Je pense plutôt qu'on doit considérer ce phénomène comme la manifestation d'une propriété caractéristique de l'évolution leucocytaire, dont la nature nous échappe, mais qui est certainement très générale puisqu'elle se fait sentir dans la plupart des groupes zoologiques.

Les *réactions chromatiques* des granulations sont assez nettes. Les couleurs acides les teignent facilement et énergiquement, mais non les basiques. Le triacide leur donne une teinte rouge vif de même que le mélange C (Pl. I, fig. 62, 63) ; le mélange de Giemsa les colore en rose. Nous devons donc considérer les granulations des leucocytes des Céphalopodes comme des acidophiles les plus typiques.

ORGANE LYMPHOGENE.

Historique. — Joubin (1885), est le premier qui se soit préoccupé de rechercher un organe lymphogène chez les Céphalopodes. Il décrit comme tel, avec quelques réserves toutefois, une assez volumineuse masse de tissu qui est logée dans le raphé des branchies, et que Mayer désignait déjà sous le nom de rate.

Cette « glande branchiale » se retrouve également chez le Nautilé (Joubin, 1890), mais manquerait chez la Spirule (Huxley et Pelseneer, 1895). D'après nos propres observations, elle est absente ou peu développée chez les Seiches. Dans l'embryon d'*Octopus*, son rôle lymphogène serait particulièrement net.

Cuénot (1891 *a*) affirme avec raison que la glande branchiale n'a rien à voir avec un organe lymphogène. Les cellules qui la constituent ne ressemblent en rien à des leucocytes ; le noyau notamment est tout à fait dissemblable.

Par contre, ce dernier auteur croit pouvoir décrire comme glande lymphatique, l'appendice glandulaire du cœur branchial. Mais Cuénot (1897) renonce à sa propre interprétation. Grobben a montré que l'appendice du cœur branchial est un organe excréteur, comparable peut-être aux glandes péricardiques des Gastéropodes et des Lamellibranches. Les leucocytes qu'elle renferme ne sont pas agencés en tissu lymphoïde (pas de stroma) et ne montrent aucune karyokinèse.

Le véritable organe lymphogène a été découvert en 1893, par Faussek. Ce sont les « corps blancs », logés dans l'orbite entre le globe oculaire et le ganglion optique. Ces organes paraissent avoir été examinés pour la première fois au point de vue anatomique par Hensen (1865). Faussek, démontra l'identité des éléments qui les constituent avec les leucocytes. Ils sont formés par un réticulum conjonctif, dans les mailles duquel sont logés des nids de cellules germinatives. Les mitoses y sont extrêmement fréquentes. Il remarqua avec raison que les noyaux des cellules germinatives sont parfaitement sphériques, mais ne reconnut pas l'évolution qui aboutit, dans la glande même, au noyau en biseau ou en fer à cheval. L'organe ne renferme pas de vaisseaux proprement dits, mais seulement des lacunes sans paroi propre.

Carrazzi (1902) affirme, contre Faussek, qu'on trouve dans le corps blanc des sphérules graisseuses en assez grande abondance. Il y aurait deux espèces de noyaux. Les uns sphériques ou ovales sont pauvres en chromatine; les autres présentent deux variétés, l'une contractée, très colorable, se reproduit par amitose (Carrazzi représente en réalité des noyaux en dégénérescence pyknotique), l'autre d'aspect normal se reproduit par karyokinèse. Le stroma qui constitue la trame de l'organe est formé de tissu conjonctif indifférent. Enfin, l'origine embryologique du corps blanc serait purement mésodermique d'après Carrazzi, alors que Faussek avait successivement admis une origine ectodermique (1893), puis ectomésodermique (1901).

Observations. — Le stroma conjonctif qui constitue la trame de l'organe n'est pas, comme Faussek et Carrazzi le croyaient, formé de tissu conjonctif fibrillaire. Sur de simples coupes, il est souvent facile de constater, au contraire, qu'il existe des noyaux

aplatis peu chromatiques et qu'il est, par conséquent, de nature cellulaire. Après fixation par le liquide de Merkel et coupe, on s'assure que ce stroma est formé de cellules étoilées anastomosées par leurs prolongements (Pl. I, fig. 79, *st.*).

La structure du tissu adénoïde des Vertébrés a donné lieu à de longues discussions : certains auteurs admettent qu'il est formé de fibres conjonctives avec cellules juxtaposées ; d'autres le considèrent comme constitué par des cellules anastomosées. Il semble prouvé (Laguesse 1903, Weidenreich 1902) qu'au moins à l'état embryonnaire la structure purement cellulaire est la règle. Drzewina (1903) a décrit et figuré un stroma cellulaire dans les organes lymphoïdes des Ichtyopsidés adultes. Il en est donc de même chez les Céphalopodes.

Les mailles du stroma ne sont pas aussi larges que les figure Faussek. Elles renferment un grand nombre de cellules mesurant environ 10 μ . (Pl. I, fig. 79, *c. l.*). Ces dernières sont de l'ordre de grandeur des globules sanguins. Loin de former une masse plus ou moins syncytiale, elles sont au contraire parfaitement individualisées, surtout chez les Seiches. Les limites intercellulaires sont bien visibles. On y trouve des noyaux sphériques, d'autres en forme de biscuit, de fer à cheval ou même complètement divisés en deux, exactement comme dans les leucocytes du sang circulant (Pl. I, fig. 79, *n. pl.*).

Il existe toujours un petit nombre de noyaux hyperchromatiques. On peut décolorer une préparation à la safranine-vert lumière jusqu'à ce que les noyaux ordinaires aient cédé toute leur safranine et soient devenus verts. Les noyaux hyperchromatiques sont restés fortement colorés en rouge. Ils n'ont pas de forme déterminée.

Les mitoses sont fréquentes dans les corps blancs (Pl. I, fig. 79), mais très variables en nombre selon les individus. Les noyaux pyknotiques sont normaux (Pl. I, fig. 79, *n. p.*). Ils sont particulièrement abondants dans les corps blancs en voie d'active prolifération.

Toutes les cellules qui constituent les corps blancs sont pourvues de granulations (Pl. I, fig. 79, *c. l.*). Il n'existe pas de cellules entièrement hyalines. Ces granulations ne disparaissent pas dans les cellules en voie de mitose. Elles se disposent à la

périphérie, laissant libre l'espace occupé par le fuseau. Cette absence de cellules dépourvues de granulations, que nous avons déjà constatée dans le sang, nous la retrouvons dans la glande lymphogène.

Le développement du corps blanc se fait assez tardivement. Il existe évidemment une époque où il est dépourvu de granulations. Ajoutons, qu'à une époque où la glande lymphatique n'existe pas encore les globules du sang embryonnaire n'ont pas de granulations.

Les Céphalopodes occupent une place à part dans le règne animal. Très généralement, il existe à la fois des leucocytes hyalins, et des leucocytes granulés. Les premiers se multiplient par mitose. Les seconds dérivent des premiers par développement de granulations au sein du cytoplasme. Les leucocytes les plus bourrés de granules n'ont d'ailleurs pas perdu tout pouvoir reproducteur. Ils continuent à se diviser par karyokinèse quoique peu activement. Chez les Céphalopodes, au contraire, les leucocytes hyalins du jeune disparaissent dans l'âge adulte. L'activité mitotique se concentre dans un seul organe entièrement et uniquement formé de cellules granulées. Il n'existe donc plus chez l'adulte que des leucocytes granulés.

En résumé, le sang des Céphalopodes ne contient qu'une seule espèce de leucocytes, tous pourvus de granulations acidophiles. Le noyau de ces cellules a tendance à se fragmenter avec l'âge. Les « corps blancs » constituent le seul organe lymphogène. Ils sont constitués par un stroma cellulaire dans les mailles duquel sont logées des cellules lymphoïdes, déjà bourrées de granulations et se multipliant par karyokinèse.

CHAPITRE III

ARTHIROPODES

A. — Crustacés.

Les leucocytes du sang des Crustacés et spécialement de l'Écrevisse sont connus depuis très longtemps puisque Hewson en 1770 les aurait déjà reconnus. Plus récemment Hæckel (1857)

les examinait et reconnaissait qu'ils appartiennent à deux catégories différentes. Frommann (1880-1881) et Heitzmann (1873) en faisaient le sujet de leurs études cytologiques. Enfin les études de Cuénot (1891 *a*) montraient qu'ils existent dans tous les groupes de Crustacés.

Nous examinerons successivement les questions suivantes : Évolution des leucocytes. Nature et propriétés chromatiques des granulations. Développement et dissolution des granulations. Influence de divers facteurs sur le nombre des leucocytes granulés (jeune, alimentation, mue, parasites, âge et sexe). Rôle des granulations. Organes lymphogènes. Cellules sphéruleuses.

Espèces étudiées. — *Astacus fluviatilis* Auct., *Palemonetes varians* Leach, *Palemon* (*Leander*) *serratus* Penn., *Palemon* (*Leander*) *squilla* L., *Gebia deltura* Leach., *Maia squinado* Rond., *Pisa tetraodon* Penn., *Cancer pagurus* L., *Carcinus maenas* Penn., *Portunus depurator* Penn., *Portunus puber* L., *Corystes Cassivelaunus* Penn., *Pagurus Bernhardus* L., *Dromia vulgaris* M.-Edw., *Galathea intermedia* Lillj., *Galathea squamifera* Leach.

Oniscus murarius Cuv., *Armadillo vulgaris* Latr., *Ligia oceanica* L., *Sphæroma serratum* Fabr., *Sphæroma rugicauda* Leach., *Bopyrus Fougereuxi* Giard et Bonn. (parasite sur *Palemon serratus* Penn.), *Dynamene rubra* Leach., *Orchestia littorea* Mont., *Talitrus locusta* Pall.

Daphnia pulex Mull., *Ceriodaphnia reticulata* Jur., *Branchipus stagnalis* L., *Artemia salina* L., *Sacculina carcini* Thomps.

ÉVOLUTION DES LEUCOCYTES.

Tous les auteurs qui, depuis Haeckel, ont examiné le sang des Crustacés, ont reconnu l'existence des leucocytes à cytoplasme hyalin et de leucocytes granuleux. Tels sont : Cattaneo (1888, 1889, 1891), Löwit (1891), Cuénot (1891 *a*). Tous admettaient plus ou moins explicitement que la seconde forme cellulaire dérive de la première. Seul et plus récemment, Owsjannikoff (1895) adopta l'opinion inverse, d'ailleurs absolument inacceptable.

C'est Cuénot qui pour la première fois (1893) distingue nettement les diverses formes leucocytaires et leur enchaînement.

Il décrit : I. Des amibocytes à protoplasma hyalin, pourvus d'un beau noyau ;

II. Des amibocytes plus riches en protoplasma, renfermant quelques granulations ; le noyau est un peu plus petit ;

III. Les amibocytes à nombreuses granulations acidophiles ;

IV. Des amibocytes en dégénérescence sur lesquels nous reviendrons. Il faut bien comprendre que l'évolution progressive se fait du stade I au stade IV.

Bruntz étend les notions précédentes d'abord aux Phyllopodes (1905), puis à tous les Crustacés arthrostracés (1907). D'une manière générale il vérifie les faits avancés par Cuénot.

Je ne puis naturellement que confirmer tous ces faits qui sont très exacts. Pour mettre la terminologie de Cuénot en rapport avec ma nomenclature, nous dirons que l'évolution se fait de la manière suivante. Les leucocytes hyalins, stade I se développent par accroissement protoplasmique, arrivent au stade II, puis deviennent des leucocytes granulés (Pl. II, fig. 6 et 7).

Bruntz (1905, 1907) croit avoir vu la division directe des leucocytes du sang circulant, dans les Phyllopodes, les Amphipodes, les Isopodes. Mais il ne paraît pas avoir observé le stade caractéristique, c'est-à-dire la fragmentation protoplasmique. Chez les Schizopodes, les Stomatopodes il signale simplement des noyaux étirés ou en fer à cheval. Avant lui, beaucoup d'auteurs avaient cru à l'amitose des leucocytes, notamment Cattaneo (1889), Löwit (1891), Cuénot lui-même (1893) (qui signale cependant leur caractère exceptionnel), Knoll (1893).

A mon sens, les noyaux doubles, et à plus forte raison les noyaux simplement étirés ou en fer à cheval (Pl. II, fig. 16) (les uns et les autres sont très fréquents), ont une autre signification. Jamais je n'ai vu la fragmentation protoplasmique, donc il m'est impossible d'admettre l'existence des amitoses. La déformation et la fragmentation nucléaire constituent un phénomène général dans les leucocytes de tous les animaux :

nous l'avons déjà rencontré et nous le retrouverons encore.

Sa cause nous est tout à fait inconnue et il serait trop hasardeux d'émettre une hypothèse quelconque. Que, dans des conditions exceptionnelles, cette fragmentation nucléaire se complète d'une fragmentation protoplasmique, c'est possible. Mais la fragmentation *nucléaire* est trop commune, la division *cytoplasmique* trop rare, si elle existe, pour qu'on puisse croire à une multiplication *normale* et *habituelle* par division directe.

Reste à examiner la question de la dégénérescence leucocytaire. Cuénot (1891) admettait une dissolution protoplasmique progressive des cellules granulées aboutissant finalement à un noyau nu. En 1895 il modifie à peine sa manière de voir. Selon lui, la dégénérescence débute par une fusion des granules. La cellule diminue de volume, le noyau devient petit et irrégulier; enfin la cellule se réduit à une mince couche de protoplasma entourant un noyau résolu en quelques boules colorables. Ces derniers éléments sont phagocytés par le soin des leucocytes encore dépourvus de granulations.

A la vérité, la dégénérescence n'atteint pas seulement les leucocytes granulés, mais tous les globules à quelque stade qu'ils appartiennent. Quand il s'agit de leucocytes granulés, il n'y a pas de fonte cytoplasmique. Les cellules à mince liséré protoplasmique et à noyau dégénéré observées par Cuénot sont simplement des leucocytes hyalins au stade I en voie de disparition. En injectant une assez grande quantité d'encre de Chine dans la cavité générale d'un *Carcinus moenas* Penn. j'ai déterminé un hyperfonctionnement intense de la glande lymphogène. De nombreuses cellules au stade I étaient jetées dans la circulation et un bon nombre continuaient à s'y diviser. Dans le sang comme dans la glande, de nombreuses cellules, épuisées sans doute par leur fonctionnement répété, tombaient en dégénérescence.

Quant à la désintégration du leucocyte, elle débute, comme l'a remarqué Cuénot, par une contraction du noyau qui se transforme en une sphère fortement colorable (Pl. II, fig. 18) qui est suivie de fragmentation (karyorhexie).

L'agglomération des granules en une ou plusieurs masses n'est pas nécessairement liée à la dégénérescence du noyau.

Il y a parfois des noyaux pyknotiques dans une cellule granuleuse à contenu aggloméré, et inversement (Pl. II, fig. 44 et 68).

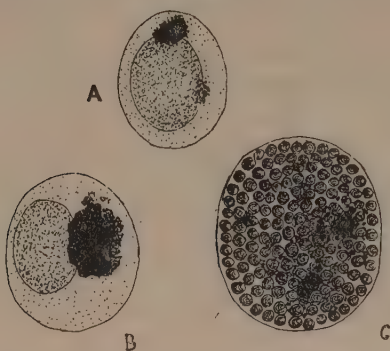


Fig. 12. — *Astacus fluviatilis*. — Phagocytose de l'encre de Chine; A, leucocyte hyalin stade I; B, leucocyte hyalin stade II; C, leucocyte granulé.

Ajoutons, pour terminer ce qui a trait aux leucocytes des Crustacés, que nous avons eu l'occasion d'observer de nombreux exemples de phagocytose, non seulement par les leucocytes hyalins, stade II (qui sont des éléments particulièrement aptes à l'exercice de cette fonction), mais encore par les leucocytes hyalins, stade I et par les leucocytes granulés, en dépit de

l'opinion courante d'après laquelle les granulés seraient incapables de phagocytose (fig. 12, p. 78).

GRANULATIONS. LEURS RÉACTIONS CHROMATIQUES.

Historique. — Quelle est la nature des granulations contenues dans les leucocytes ?

Les anciens auteurs les considéraient comme de nature grasseuse. Mais elles ne noircissent pas sous l'action de l'acide osmique. Il y a, il est vrai, des corps gras qui ne donnent pas cette réaction, mais les granulations ne sont solubles dans aucun dissolvant des graisses, chloroforme, éther, xylol, etc.

La plupart des auteurs admettent sans discussion, qu'il s'agit de substances albuminoïdes, sans doute parce qu'elles absorbent les matières colorantes, comme les autres parties de la cellule. Mais Löwit (1891) a montré que les granulations des leucocytes des Décapodes donnent la réaction de Millon, ce qui semble bien indiquer leur nature albuminoïde — encore que cette réaction ne soit pas absolument caractéristique. D'après le même auteur, elles se dissolvent dans les acides et les alcalis étendus, dans les phosphates alcalins, dans NaCl à 2 p. 100. Elles sont au contraire insolubles dans NaCl et SO^4Mg saturés. Ces diverses réactions

semblent nous autoriser à rapprocher du groupe des globulines la substance albuminoïde qui constitue ces granulations.

Tout ceci ne nous renseigne pas sur la nature physiologique de ces formations. Cuénot (1891 *a*), frappé sans doute par la ressemblance évidente entre les cellules granulées et des cellules glandulaires à la période de mise en charge, les considérait comme des grains de ferments. Cattaneo (1891) adoptait également cette opinion. Mais Löwit (1891), Hardy (1892), les rapprochèrent avec plus de raison des granulations éosinophiles ou granulations α d'Ehrlich, en raison de leur affinité spéciale pour les couleurs acides. Cette conclusion fut adoptée par Cuénot (1893). D'après cet auteur, elles absorbent les colorants acides, acide picrique, carmin d'indigo, fuchsine acide, orange G et restent incolores dans le vert de méthyle, le krésyl-violet, le dahlia, la safranine, qui sont, au contraire, des couleurs basiques. Enfin Bruntz (1903, 1907) décrit comme acidophiles les granulations leucocytaires de tous les Crustacés qu'il a étudiés.

Observations. — J'ai étudié la question sur un certain nombre d'espèces, et les choses me paraissent un peu moins simples. Les préparations ont toujours été fixées au liquide de Zenker à 1 p. 100 d'acide acétique pendant une à deux minutes au plus, et lavées largement.

1° *Astacus fluviatilis* Auct.

COLORANT	COLORATION	REMARQUES
Triacide.....	Violet.	Rouge par action prolongée de l'alcool.
Mélange C.....	Brun rouge.	»
Orange G.....	Orange.	Pas d'électivité marquée.
Éosine.....	Rose.	»
Vert lumière.....	Vert	»
Vert méthyle.....	Vert.	Se décolore par action prolongée de l'alcool.
Unna.....	Bleu.	»
Bleu toluidine.....	Bleu.	»
Dahlia.....	Violet.	Plus résistant que les précédents.

Du premier examen de ce tableau il résulte que les granulations ne peuvent être considérées purement et simplement

comme acidophiles. Le triacide leur donne en effet une teinte violette indiquant qu'elles ont fixé une certaine quantité de colorant basique. Sans doute, ces granulations se teignent énergiquement par les colorants acides. Encore doit-on remarquer qu'elles n'ont pas d'affinité spéciale pour l'orange G. Dans une préparation à l'orange, même traitée à l'alcool, les granulations sont jaune clair et les noyaux aussi colorés qu'elles. Ce ne sont donc pas des acidophiles parfaits. Ce que ces granulations semblent avoir perdu sous le rapport de l'acidophilie, elles paraissent l'avoir gagné en basophile. Elles absorbent en effet le vert de méthyle, l'Unna et le bleu de toluidine. La coloration, très intense, cède peu à peu à l'alcool ; il faut un temps fort long (deux heures) pour les décolorer complètement.

Ainsi s'explique le changement de teinte présentée par les préparations au triacide qu'on traite par l'alcool : le vert de méthyle se dissout peu à peu et la teinte passe du violet au rouge. Jamais, du reste, on n'atteint le rouge vif cuivré caractéristique des vrais acidophiles, ceux du sang de l'homme par exemple.

Les granulations leucocytaires de l'Écrevisse sont donc *amphophiles* ; mais elles présentent une affinité plus prononcée pour les couleurs acides que pour les couleurs basiques.

Pour les partisans de la classification d'Ehrlich, la question se pose de savoir jusqu'à quel point la fixation par un réactif chimique a pu modifier les affinités colorantes de ces granulations. Il n'est, *a priori*, pas impossible que leur faible basophilie soit due précisément à la formation d'une combinaison basophile du fixateur et de la substance albuminoïde. J'ai déjà traité de cette question (p. 21).

En ce qui concerne plus spécialement l'Écrevisse, j'ai pu réussir quelques préparations fixées par la chaleur. C'est chose fort difficile. Il faut atteindre un optimum de température contenu dans des limites assez étroites. Au-dessous, les granulations mal fixées se dissolvent dans les réactifs. Au-dessus, la coloration devient impossible.

Le triacide, le bleu d'Unna, le bleu de toluidine, le vert de méthyle, le mélange C donnent exactement les mêmes résultats

que sur des préparations fixées au Zenker. Je dois signaler, cependant, un léger virage au rouge de l'Unna et du vert de méthyle, qu'on n'observait pas avec le Zenker. La métachromasie n'est donc pas rigoureusement liée à la basophilie, mais peut s'associer à une certaine amphophilie, ainsi que nous l'avons déjà vu chez le cobaye.

2° *Pisa tetraodon* Penn. (Pl. II, fig. 9) offre exactement les mêmes réactions. Les couleurs acides se fixent avec énergie sur les granulations tandis que les basiques se décolorent plus ou moins lentement par l'action de l'alcool. De même, leur affinité est peu prononcée pour les couleurs les plus acides comme l'orange.

Dans le triacide et le Giemsa, ces granulations prennent une teinte violette qu'on peut faire passer par décoloration par toutes les gammes du violacé et enfin du rouge. Jamais cependant dans le triacide elles n'acquièrent la couleur rouge vif cuivré indiquant une affinité spéciale pour l'orange, et caractéristique des acidophiles parfaits.

3° *Gebia deltura* Leach, *Carcinus mænas* Penn. (Pl. II, fig. 21, 22.) Avec ces espèces, il semble que nous montions d'un degré dans le sens d'une acidophilie plus parfaite.

COLORANT	COLORATION	REMARQUES
Triacide	Rouge légèrem. violacé.	Rouge vif par l'alcool.
Giemsa	Bleu violacé	»
Mélange C.	Jaune rougeâtre.	»
Éosine-orange	Rose.	»
Orange G.	Orange.	Sans électivité spéciale.
Vert lumière	Vert.	»
Toluidine	Bleu.	»
Dahlia	Violet.	»
Vert de méthyle	Vert très clair.	Disparaît rapidement par l'alcool; légèrement métachromatique.
Unna	Bleu.	»
Toluidine-éosine-orange.	Violacé à rouge.	Rose par l'alcool.

Comme dans les cas précédents, les granulations leucocytaires de *Gebia deltura* et de *Carcinus mænas* sont amphophiles. Cependant le vert de méthyle prend plus difficilement et moins énergiquement. L'alcool le fait disparaître assez vite. Dans le

triacide la teinte est rouge, légèrement violacée et passe assez vite au rouge vif. Jamais cependant elle n'atteint au rouge cuivré, ce qui n'indique qu'une faible affinité pour l'orange, couleur très acide.

Si faible que soit la coloration par le vert de méthyle pur, on peut cependant observer chez *Gebia deltura* une métachromasie peu prononcée, il est vrai, mais d'autant plus caractéristique qu'elle se manifeste dans des préparations au Zenker. Nous avons vu, à propos de l'Écrevisse, que cette propriété, très nette après fixation par la chaleur, n'apparaissait plus à la suite de l'emploi des réactifs chimiques.

Corystes cassivelaunus Penn., possède de fort belles granulations, dont les réactions sont identiques à celles de *Gebia deltura* et de *Carc. mænas*. Je n'ai pas observé de métachromasie.

Pagurus Bernhardus L. appartient à la même série. Il en est de même de *Maia squinado* Rond. (Pl. II, fig. 12).

Oniscus murarius Cuv., *Talitrus locusta* Pall. (Pl. II, fig. 17), *Armadillo vulgaris* Latr. (Pl. II, fig. 15 et 16), se rattachent également à *Gebia deltura* et à *Carc. mænas*. Chez *Talitrus locusta* Pall. la métachromasie se manifeste, faiblement mais d'une manière très constante, sur des préparations fixées au Zenker. Elle est peu nette avec le vert de méthyle, beaucoup plus avec l'Unna.

4° Avec *Galathea intermedia* Lillj et *Galathea squamifera* Leach., nous atteignons une acidophilie presque parfaite. Les granulations de ces Crustacés deviennent d'un rouge vif dans le triacide, roses dans le Giemsa. Elles absorbent toutes les couleurs acides sans exception et refusent complètement les basiques; l'Unna seul leur donne une coloration bleue ou verdâtre peu résistante, d'ailleurs, à l'action de l'alcool.

5° Tous les autres Crustacés que j'ai examinés ne nous offrent plus à considérer que des acidophiles purs. Ce sont : *Palæmonetes varians* Leach, *Palæmon squilla* L., *Palæmon serratus* Penn., *Dromia vulgaris* M. Edw., *Cancer pagurus* L., *Ligia oceanica* L., *Sphæroma serratum* Fabr., *Sphæroma rugicanda* Leach, *Dynamene rubra* Leach, *Orchestia littorea* Mont., et *Bopyrus Fougereuxi* Giard et Bonnier, parasite du *Palæmon serratus* Penn.

Ci-dessous un tableau se rapportant à *Ligia oceanica* et *Sphæroma serratum*:

COLORANT	COLORATION	REMARQUES
Triacide	Rouge vif.	Rouge <i>orangé</i> dans <i>Ligia</i> .
Mélange C.	Jaune.	»
Giemsa	Rose.	»
Orange.	Orange.	Colorat. élective.
Losine	Rose.	»
Toluidine	»	»
Vert méthyle.	»	»
Unna	»	»

Ici nous sommes en présence de granulations acidophiles pures. Elles absorbent uniquement les couleurs acides et n'ont aucune affinité pour les basiques. Ce qu'elles semblent avoir perdu sous le rapport de la basophilie, elles l'ont en quelque sorte regagné en acidophilie, car elles absorbent énergiquement, électivement, la plus acide parmi les couleurs acides, l'orange G. Nous obtenons ainsi avec le triacide et surtout dans le cas *Ligia oceanica* la teinte rouge orangé cuivré des acidophiles du sang de l'homme.

Enfin, les Entomostracés possèdent aussi des granulations leucocytaires. Hardy (1892) découvre dans les Daphnies des granulations basophiles (?). Bruntz (1905) en décrit d'une manière beaucoup plus précise dans les Phyllopoques Branchiopodes. Elles seraient acidophiles. J'ai revu ces granulations précisément dans les mêmes groupes (*Daphnia pulex* Müll. *Ceriodaphnia reticulatus* Jurine, *Artemia salina* L., *Branchipus stagnalis* L.). Je les crois acidophiles, dans la mesure toutefois où il est permis de conclure, d'après des coupes de pièces longuement fixées au Zenker ou au liquide de Brasil (*Arch. Zool. exp. et gén.*, sér. 4, t. IV, 1905).

Les granulations leucocytaires des Crustacés ne sont donc pas uniformément acidophiles. Il existe au contraire une remarquable gradation entre les acidophiles typiques et les amphophiles presque parfaites. Jamais cependant on n'atteint, même chez l'Écrevisse, à une égale affinité pour les couleurs acides et basiques. Toujours l'acidophilie prédomine quelque peu.

DÉVELOPPEMENT ET DISSOLUTION DES GRANULATIONS.

Si on examine le sang d'un *Carcinus mænas* Penn., on y trouve toujours un mélange d'éléments hyalins, de cellules granulées et d'éléments intermédiaires qui ne renferment que quelques granulations. En soumettant cet animal à une alimentation intensive on provoque l'apparition d'un grand nombre de ces éléments intermédiaires, que nous devons considérer comme des granulés en voie de développement. La démonstration de ce fait avec chiffres à l'appui sera donnée plus loin.

De même, si nous soumettons un *Carcinus mænas* Penn. à un jeûne rigoureux, nous voyons également s'élever le nombre de ces éléments intermédiaires. Dans ce cas, on doit les considérer comme des granulés en voie de régression, ce que nous démontrerons plus bas.

Nous n'avons ici que l'intention d'étudier les phénomènes histophysiologiques qui accompagnent l'apparition ou la dissolution des granulations.

Développement. — La description qui suit se rapporte exclusivement à *Carcinus mænas* Penn., seul Crustacé où j'aie pu observer ces faits avec sûreté.

La première apparition des granulations se fait dans les leucocytes au stade II, sous forme d'un fin précipité qui remplit irrégulièrement la cellule (Pl. II, fig. 27). Plus tard, les particules que forment ce précipité doivent s'agglomérer entre elles. Il en résulte un assez grand nombre de granulations qui, en raison de leur faible volume, sont loin de remplir la cellule (Pl. II, fig. 28). Jusqu'à ce stade, elles sont notablement moins acidophiles que les granulations complètement développées. Ceci se voit particulièrement bien dans une préparation au mélange C. Les granulations en voie de développement sont grisâtres; les adultes sont jaunes. Les premières ont donc fixé plus d'induline, moins d'aurantia que les secondes. On sait que l'aurantia occupe dans la série des couleurs acides un rang plus élevé que l'induline.

Puis, ces granulations augmentent peu à peu de volume et finissent par remplir tout le corps cytoplasmique. Elles

deviennent de plus en plus acidophiles (Pl. II, fig. 21 et 22).

La cellule granulée ressemble si bien à une cellule glandulaire qu'il était indiqué d'y rechercher des formations ergastoplasmiques. Déjà, Sémichon (1907) a montré que le développement des granulations albuminoïdes dans les cellules adipeuses des Mellifères est précédé par l'apparition d'une substance basophile, qui, si elle n'est pas de nature ergastoplasmique, s'en rapproche étrangement. J'avais à ma disposition un remarquable objet d'étude. Les si grosses cellules du sang des Crustacés devaient me fournir un résultat. Je n'ai rien vu qui pût être interprété comme ergastoplasma. Peut-être, la substance amphophile qui précède l'apparition des granulations représente-t-elle quelque chose d'approchant, comme ce qu'a observé Sémichon? Quoi qu'il en soit, il n'y a aucune formation ergastoplasmique différenciée.

Dissolution. — 1° *Carcinus mænas* Penn. Dans le sang d'un *Carcinus mænas* en inanition on peut observer tous les stades de la dissolution (Pl. II, fig. 23 à 26). Le nombre des granulations s'abaisse peu à peu, en même temps que leur volume diminue. Pendant ce temps elles changent de propriétés chromatiques et deviennent de moins en moins acidophiles. Le mélange C les colore d'abord en brun rouge puis en gris, le Giemsa en violacé de plus en plus nuancé de bleu. Le noyau subit aussi des modifications. Relativement petit et ratatiné dans les cellules bourrées, il grossit, devient vésiculeux, riche en suc nucléaire, pauvre en chromatine. Il atteint la taille des noyaux des plus grandes cellules hyalines. Fréquemment, le protoplasme renferme quelques vacuoles. Ces formations sont d'ailleurs assez inconstantes. Je ne sais pas jusqu'à quel point on ne doit pas les considérer comme des accidents de préparation.

2° *Armadillo vulgaris* Latr. présente des phénomènes analogues.

3° *Maia squinado* Rond., *Corystes dentatus* Penn. Ces deux espèces sont particulièrement intéressantes par ce fait que le processus de dissolution n'atteint que successivement les diverses granulations d'une même cellule. Le phénomène débute, comme d'ordinaire, par une diminution d'acidophilie. De sorte que certaines cellules granulées renferment des granulations

n'ayant pas toutes les mêmes réactions (Pl. II, fig. 10 et 13). On observera avec le triacide quelques grains plus violacés que la généralité des autres. L'Unna et le vert de méthyle teindront fortement quelques granulations qui trancheront sur la masse plus pâle des autres. Le mélange C, enfin, décèlera plusieurs grains d'un jaune brunâtre (Pl. II, fig. 10 et 12).

Le processus atteint successivement toutes les granulations. On rencontre donc, à côté des cellules précédentes, d'autres éléments identiques comme forme, volume, noyau, mais dont le contenu tout entier est devenu nettement amphophile.

C'est alors seulement que paraît débiter le processus de dissolution proprement dite. On voit en effet les granulations diminuer de nombre. Certaines cellules n'en renferment plus qu'une ou deux.

De même que pour *Carcinus mænas* Penn., le noyau a peu à peu augmenté de volume durant tout ce processus. Aucun élément ne paraît plus spécialement correspondre à la cellule granulée débarrassée de ses inclusions. Il est probable qu'elle a repris à peu près l'aspect des plus grands leucocytes hyalins.

En résumé, les granulations des Crustacés passent au début de leur développement par un stade d'amphophilie qui va s'atténuant peu à peu pour aboutir à une acidophilie *presque* parfaite.

Dans certaines conditions, ces granulations se dissolvent peu à peu. Elles repassent alors par le même stade d'amphophilie parfaite qu'elles avaient présenté au début de leur développement.

Les échanges de la cellule avec le milieu se font uniquement par osmose. Sans doute, la substance soluble provenant de la dissolution des granulations s'exosome dans le plasma sanguin. En tout cas, jamais les granules ne sont mis en liberté sous forme figurée.

A maintes reprises, les auteurs ont signalé chez les Vertébrés la présence dans les leucocytes d'un type donné de granulations ayant des affinités colorantes anormales. Levaditi (1902) désigne sous le nom de granulations hétérochromatiques « toute granulation qui existant dans un protoplasma leucocytaire en

même temps que des granulations éosinophiles, neutrophiles ou Mastzellengranula, diffère de ces dernières par ses affinités colorantes ou par ses réactions histochimiques ».

Ehrlich a décrit, dans la moelle osseuse du lapin et dans le sang leucémique, des leucocytes qui, à côté de granulations α se colorant en rouge dans le mélange éosine-induline, en renferment d'autres, qui se teignent au contraire en noir ou en gris. Il soutient avec vraisemblance, que les granulations hétérochromatiques représentent un stade de jeunesse des α . La leucémie n'est-elle pas due à un hyperfonctionnement de la moelle osseuse? Rien d'étonnant de rencontrer dans le sang leucémique des leucocytes présentant encore des caractères de jeunesse.

Ehrlich a enfin constaté, dès ses premières recherches, que les granulations des gros mononucléaires de la moelle de Cobaye prennent successivement dans le mélange éosine-bleu méthylène, et à mesure qu'elles se développent, des teintes successives violacée, rougeâtre, et enfin rouge vif. D'amphophiles ces granulations deviennent donc acidophiles.

Arnold (1893) décrit également des exemples de granulations hétérochromatiques. Dans les acidophiles de la moelle des os il découvre quelques grains basophiles. Il existerait parfois des grains acidophiles répandus dans la masse des neutrophiles. En 1900, il complète et confirme ses premières recherches et met en évidence l'existence de grains basophiles dans les acidophiles de la Grenouille ou les amphophiles du Lapin et du Cobaye (1). Il conclut, comme Ehrlich, à une relation entre ces modifications dans les propriétés chromatiques et le développement des granulations. Mais il envisage aussi la possibilité de l'influence d'une métamorphose régressive ou de variations dans les phénomènes chimiques nutritifs intracellulaires.

Bettmann (1898) a retrouvé dans la sérosité des vésicatoires les granulations hétérochromatiques décrites par Ehrlich. Certains acidophiles renferment, à côté de leurs α , des granulations plus ou moins basophiles à l'éosine-méthylène; mais, à l'inverse d'Ehrlich, il les considère comme un produit de dégénérescence. C'est également l'opinion de Grünwald (1899).

(1) Hirschfeld (1898) avait déjà vu le même fait dans la moelle osseuse du Cobaye et conclu comme Ehrlich.

Enfin Drzewina (1905) a rencontré de très belles cellules granuleuses non spécifiques dans le rein et les amas lymphoïdes du cartilage céphalique de l'Esturgeon. Dans ces organes, on observe tout à la fois des cellules acidophiles, des cellules basophiles et des éléments renfermant un mélange de granulations acidophiles et basophiles. Après coloration par le Magenta-Benda ou l'Unna-éosine, on voit se dessiner dans la cellule des grains rouges et verts dont le nombre relatif et la disposition sont extrêmement variables. L'auteur ne peut se prononcer nettement sur la signification de ce fait; mais il fait cependant remarquer que les diverses cellules granulées de l'Esturgeon se sérient assez bien et représentent peut-être une suite de stades évolutifs.

Comme nous l'ont montré les Crustacés, les granulations subissent au cours de leur développement une évolution dans leurs propriétés chromatiques. Il est remarquable de constater que cette évolution se fait dans le sens d'une basophilie régressive et d'une acidophilie progressive comme Ehrlich, dès ses premiers travaux, avait été amené à le supposer.

Inversement, on retrouve le stade basophile pendant la dissolution, ce qui confirme l'idée de Bettmann et de Grünwald.

La signification des cellules à granulations hétérochromatiques est ainsi définitivement établie.

Nos observations nous ont montré, que l'utilisation par l'organisme de la substance qui constitue les granulations, se faisait par voie de solubilisation et par échanges osmotiques entre la cellule et le plasma sanguin. Certains auteurs ont cependant décrit une mise en liberté des granulations sous forme figurée. Jolly (1898) et Audibert (1902) ont décrit des noyaux d'acidophiles entourés de granulations qui semblent se répandre au loin. Ces apparences sont dues évidemment à une diffuence du protoplasma de la cellule. C'est ce qu'Audibert a nommé l'essaimage des granulations. Mais, comme le fait n'a été observé que sur des coupes et jamais sur le vivant, il est permis de supposer qu'il pourrait bien être dû à l'action des réactifs. Dans certains testicules d'Écrevisse fixés au liquide de Zenker, j'ai observé de nombreux exemples d'essaimage des granulations. Sur les mêmes pièces fixées au Lindsay, les granu-

lations ont souvent disparu ; mais il reste une sorte de réticulum protoplasmique grossier dont les mailles sont vides. Si l'essaimage était réel, on devrait observer des noyaux isolés ou entourés d'une vague auréole protoplasmique. Jamais je n'ai rien observé de semblable. J'en conclus que l'essaimage des granulations dans le testicule de l'Écrevisse n'est qu'un *artefact* dû à l'action des réactifs et notamment du liquide de Zenker. Cette idée de l'essaimage paraît n'être qu'un reflet de l'ancienne conception qu'on se faisait autrefois des phénomènes histologiques de la sécrétion. Aujourd'hui, nous savons qu'aucune partie de la substance cellulaire n'est mise en liberté sans avoir subi une solubilisation préalable. Les boules de sécrétion et autres produits analogues ne sont que des artifices de préparation. Dans cet ordre d'idées, Sémichon (1907) a montré que, selon le fixateur employé, les grains de sécrétion de l'intestin de l'Abeille restent inclus dans la cellule ou tombent dans la lumière intestinale.

Je me crois donc autorisé à regarder l'essaimage des granulations leucocytaires comme une illusion. Les granulations peuvent être solubilisées à l'intérieur même de la cellule où elles ont pris naissance, mais elles ne sont jamais déversées au dehors sous forme figurée.

INFLUENCE DU JEÛNE SUR LE NOMBRE DES LEUCOCYTES GRANULÉS.

Si l'on examine le sang d'un certain nombre de *Carcinus mænas* Penn. pris au hasard sur la grève et qu'on fasse le rapport du nombre des leucocytes granulés au nombre total d'éléments suivant le procédé décrit page 19, on obtient des nombres qui peuvent osciller entre 8 et 50 p. 100. Je fis cette opération pour cinq Crabes conservés en aquarium depuis une quinzaine de jours, et qui n'avaient reçu aucune nourriture et pour cinq individus pêchés le jour même. Le sang des premiers était très notablement moins riche en éléments granulés que celui des seconds. Le jeûne semblait donc être une cause de variation dans l'abondance des granulations leucocytaires.

Dans le but d'élucider cette question d'une manière plus rigou-

reuse, je mis des Crabes à jeûner dans l'appareil suivant : Une conserve tubulée en bas, est à demi remplie de gravier fin. Elle est reliée à un robinet d'eau de mer par la tubulure. L'eau arrive par le fond, traverse le gravier et s'écoule par débordement. On évite ainsi toute accumulation de produits d'excrétion et d'acide carbonique et on élimine leur influence perturbatrice inconnue. De plus, le courant d'eau est insensible. C'est là une condition importante, car, placés dans un courant d'une vitesse notable, les Crabes s'agitent perpétuellement, ne tardent pas à s'affaiblir et à mourir. Nos animaux étaient aussi vigoureux au bout d'un mois de séjour dans notre appareil qu'au début de l'expérience.

Expérience 1.

Deux individus ♂ furent mis à jeûner. Leur sang fut examiné au début de l'expérience après 12 jours, 25 jours, 35 jours, après quoi on mit fin à l'expérience. Les animaux étant en parfaite santé. Je fis le rapport $\frac{G}{T}$ du nombre des globules *bourrés* de granulations au nombre total ramené à 100.

	1 ^{er} INDIVIDU. P. 100.	2 ^e INDIVIDU. P. 100.
Début de l'expérience.....	40	26
12 jours	13	8
25 —	7	4
35 —	4	2

Il y a donc eu décroissance régulière du rapport $\frac{G}{T}$.

Or T n'a certainement pas augmenté. Nous savons en effet que les jeunes leucocytes se forment dans l'organe globuligène ou glande stomacale. Cette glande examinée à la fin de l'expérience ne montrait pas la moindre karyokinèse. Cette constatation pouvait se prévoir. Les mitoses se produisent habituellement par poussées qui coïncident avec les périodes de nutrition. Quel'on soumette un Triton à un jeûne prolongé, on cherchera vainement une mitose dans ses tissus. Un abondant repas les fait réapparaître en grand nombre, particulièrement dans le sang. Si T n'a pas augmenté c'est que G a diminué. Ce qui veut dire que le nombre des leucocytes granulés a peu à peu diminué pendant toute la durée de l'expérience.

Expérience 2. — Deux ♂.

	1 ^{er} INDIVIDU. P. 100.	2 ^e INDIVIDU. P. 100.
Début de l'expérience.....	48	40
12 jours.....	25	20
25 —	11	12
35 —	4	8

Expérience 3. — Deux ♂.

	1 ^{er} INDIVIDU. P. 100.	2 ^e INDIVIDU. P. 100.
Début de l'expérience.....	34	26
12 jours.....	13	11
25 —	8	6
35 —	6	3

Ces six individus m'ont donné des résultats tellement concordants que je n'ai pas poussé l'expérience plus loin.

Ces expériences n'ont porté que sur des mâles, tous de même taille. Nous espérons ainsi avoir éliminé l'influence du développement des éléments sexuels qui se traduit par des résultats différents suivants les sexes.

Expérience 4. — Armadillo vulgaris. — Cet Isopode terrestre m'a fourni des résultats analogues, mais moins précis.

Il est presque impossible de soustraire à ces animaux, sans les blesser gravement, une quantité de sang suffisante pour faire une préparation. Aussi, ai-je dû comparer les résultats fournis par deux séries d'individus.

Douze Armadillios sont récoltés sous une pierre vers le milieu de mai. Six sont examinés deux jours après. Le rapport $\frac{G}{T}$ assez constant oscillait entre 15 et 18 p. 100. Les six autres sont conservés quatorze jours dans un tube sans aucune nourriture (1). Tous sont retirés vivants. Leur sang est examiné et donne pour $\frac{G}{T}$ des valeurs variant entre 2 et 6 p. 100. Si nous admettons, ce qui est très probable, que le nombre absolu des leucocytes n'a pas augmenté, nous devons en conclure que le jeûne a provoqué la disparition d'un certain nombre d'éléments granulés. Comme nous l'avons vu plus haut, les granulations se sont peu à peu dissoutes en subissant un changement de propriétés chromatiques.

(1) Le bouchon était recouvert de papier d'étain et entaillé pour ménager l'accès de l'air. Les Cloportes rongent parfois les bouchons de liège.

INFLUENCE DE L'ALIMENTATION.

Il était naturel de supposer qu'une alimentation intense dût augmenter le nombre des leucocytes granulés.

J'ai donc préalablement soumis des Crabes à un jeûne vigoureux, puis je leur ai fourni une nourriture abondante. J'ai eu soin de m'assurer *de visu* que les animaux avaient en effet absorbé les fragments de poisson qui leur étaient offerts. Ces expériences étaient faites dans l'appareil dont j'ai déjà parlé.

Expérience 4. — Deux *C. maenas* adultes ♂ sont maintenus dix jours dans l'eau courante, renouvelée, mais ne reçoivent aucune nourriture. Ils sont ensuite abondamment nourris pendant les dix jours suivants. Le sang est examiné au début et à la fin

de la période d'alimentation. Rapport $\frac{G}{T}$:

	1 ^{er} INDIVIDU. P. 400.	2 ^e INDIVIDU. P. 400.
Début de l'alimentation.....	49	45
Fin de l'expérience,.....	24	47

L'augmentation du rapport $\frac{G}{T}$ est faible. Les différences observées ne dépassent pas les limites des erreurs d'expérience (Voy. p. 20). L'expérience n'en est pas moins caractéristique. Admettons même que $\frac{G}{T}$ soit resté sensiblement constant. T a certainement augmenté dans de fortes proportions. En effet, nos Crabes, abondamment nourris à la suite d'un jeûne rigoureux, ont subi une poussée karyokinétique qui affecte spécialement la glande stomacale lymphogène. Dans le premier de ces Crabes même, la plupart des nodules ne contenaient plus une seule cellule à l'état de repos. Dans ces conditions, nous pouvons admettre qu'un très grand nombre de jeunes leucocytes ont été jetés dans la circulation, ce que l'examen du sang confirme. Certaines cellules même semblaient s'être détachées de la glande avant d'avoir épuisé leurs facultés reproductrices. En effet 1-2 p. 000 de mitoses s'observaient dans les jeunes leucocytes au stade I. Si donc T a augmenté, puisque $\frac{G}{T}$ est resté sen-

siblement constant, c'est donc que G a également augmenté. En d'autres termes, le nombre des leucocytes granulés s'est élevé.

Expérience n° 5. — Résultat analogue. 2 ♂.

	1 ^{er} INDIVIDU. P. 100.	2 ^e INDIVIDU. P. 100.
Début de l'alimentation.....	18	27
Fin de l'expérience.....	19	34

L'augmentation de $\frac{G}{T}$ est particulièrement nette dans le cas du second individu.

Expérience 6. — J'ai fait une seconde série d'expériences de même durée, sur des Crabes récemment pêchés et non soumis à un jeûne préalable. *A priori*, il n'y a aucune raison pour que nous constations une augmentation de nombre des granulés, car nous pouvons supposer que les Crabes rencontrent dans le milieu naturel autant de nourriture qu'ils en peuvent absorber. Le résultat est assez curieux. L'expérience a porté sur 10 ♂ de 60-65 millimètres.

	P. 100	P. 100.	P. 100.	P. 100.	P. 100.	P. 100.	P. 100.	P. 100.	P. 100.	P. 100.
Début de l'alimentation.	21	23	24	27	31	34	32	38	40	47
Fin de l'expérience.....	39	36	41	33	40	39	42	38	41	45

Dans l'ensemble, le nombre normal doit être d'environ 40 p. 100 par des Crabes ♂, de 60 à 65 millimètres de diamètre transversal (on verra plus loin que l'âge a une influence). Pourquoi dans la nature beaucoup de Crabes n'ont-ils pas autant de granulés qu'ils en pourraient posséder. Il semble que *C. mœnas* soit un animal famélique. Peut-être son incroyable abondance est-elle la cause d'une concurrence vitale terrible qui prive de nourriture les moins vigoureux. Quoi qu'il en soit, l'expérience ci-dessus met bien en évidence le rôle de l'alimentation dans l'augmentation du nombre des leucocytes granulés.

Je n'ai pu renouveler la dernière expérience. Il faut, malgré l'abondance des *Carcinus mœnas*, de longues recherches pour réunir un nombre suffisant de ♂ de même taille. L'influence de la taille (de l'âge) est en effet assez importante. D'autre part, j'éliminais complètement les ♀ de ces expériences. Le développement des produits génitaux a un important effet sur les granulés, dont il est impossible de tenir suffisamment compte ; cet effet est beaucoup moindre chez les ♂.

INFLUENCE DE LA MUE.

Le sang subit au moment de la mue des modifications, non seulement dans sa composition histologique, mais encore vraisemblablement dans sa composition chimique. Il donne en effet pendant quelques jours après ce phénomène, sous l'action des réactifs coagulants, un précité beaucoup plus abondant que d'habitude.

Si on examine le sang d'un Crabe deux ou trois jours après la mue, on est frappé de la faible proportion de leucocytes granulés et de l'abondance des jeunes leucocytes aux stades I et II. Il existe aussi un bon nombre de cellules renfermant seulement quelques granulations.

La diminution dans la proportion des granulations s'accroît à mesure que l'on s'éloigne de l'époque de la mue. Voici quelques valeurs de $\frac{G}{T}$, qui se rapportent à *Dromia vulgaris* M. Edw. ♀ (Anomoure).

	P. 400.
48 heures après la mue.....	39
72 —.....	26
96 —.....	17
120 —.....	12

Deux *Carcinus mænas* ♂ m'ont fourni :

	1 ^{er} INDIVIDU. P. 100.	2 ^e INDIVIDU. P. 100.
36 heures après la mue.....	44	30
60 —.....	35	22
84 —.....	23	17
108 —.....	19	14

Si l'on compare ces chiffres, notamment ceux fournis par le *C. mænas*, à ceux obtenus dans les expériences sur le jeune, il apparaît comme évident que la diminution du nombre des granulés est beaucoup plus rapide dans ce dernier cas.

Le nombre des jeunes leucocytes (stades I et II) est très remarquable. Si, en effet, on examine la glande lymphogène quelques jours après la mue, on constate qu'elle est en voie de prolifération très active. Les karyokinèses y sont extrêmement nombreuses, les noyaux pyknotiques également. Ce phéno-

mène ne commence pas immédiatement après la mue, mais seulement au bout de quarante-huit heures au minimum. Il y a donc augmentation du nombre total des leucocytes. Cette augmentation explique, au moins partiellement, la diminution du rapport $\frac{G}{T}$.

Cependant il y a une véritable diminution du nombre absolu des leucocytes granuleux. J'ai en effet pu comparer le rapport $\frac{G}{T}$ chez un même animal trois et quatre jours avant la mue, vingt-quatre et quarante-huit heures après ce phénomène.

Si, en effet, on offre de la nourriture à des Crabes, il s'en trouve souvent quelques-uns qui la refusent. Si on met ces derniers en observation, il n'est pas rare de les voir muer au bout de quelques jours (1).

Je me suis de cette manière procuré les chiffres suivants :

Expérience 7.

C. MÆNAS ♂.			C. MÆNAS ♂.			C. MÆNAS ♀.		
	P. 100.			P. 100.			P. 100.	
48 h. avant la mue.	40	3 j. avant la mue.	27	4 j. avant la mue.	38			
24 h. après	— 33	24 h. après	— 23	24 h. après	— 30.			
48 — —	29	48 — —	19	48 — —	28			

Ces chiffres correspondent à une période durant laquelle la prolifération lymphogène n'a pas encore commencé. Dans ces conditions, nous devons admettre une véritable diminution du nombre absolu des granulés.

En résumé, durant la période qui précède la mue, le nombre des granulés diminue peu à peu; quelques jours après le rejet du tégument la glande lymphoïde entre en prolifération. Le nombre des leucocytes non granulés augmente certainement. Les leucocytes granulés subissent une diminution au moins apparente.

Ce double phénomène est-il susceptible d'une explication plausible. Je le crois. Le Crustacé qui mue passe par une période de jeûne. Plusieurs jours avant le rejet du tégument, il cesse de manger. On l'a vu, c'est cette particularité qui nous a permis de nous procurer des individus devant muer à bref

(1) Ces expériences ont été faites en mai et juin 1907.

délai. D'autre part, l'animal ne peut, en raison de la mollesse de ses téguments, prendre aucune nourriture dans les huit jours au moins qui suivent la mue. Or nous savons quel est l'effet du jeûne sur le nombre des leucocytes granulés : il en provoque la diminution. L'abaissement du nombre absolu des leucocytes granulés s'explique facilement.

La prolifération leucocytaire qui intervient après le rejet du tégument peut s'expliquer aussi simplement. Quand on saigne un Crustacé, il se produit, de même, une poussée karyokinétique dans la glande stomacale. Il semble donc exister un rapport nécessaire entre le volume total de l'animal et le volume du sang ou le nombre des leucocytes. Or, au moment où le Crustacé rejette sa carapace, il augmente brusquement de volume et d'une manière très notable. Tout se passe comme si on avait diminué le volume du sang ou le nombre de ses leucocytes. Ceci nous ramène au cas de l'animal saigné. Ainsi s'expliquerait la prolifération leucocytaire qui accompagne le rejet du tégument.

INFLUENCE DES PARASITES.

Deux *Carcinus mænas* mâles parasités l'un par une Microsporidie appartenant au genre *Thelohania*, l'autre par un organisme qui m'est inconnu, vraisemblablement aussi une Microsporidie, m'ont fourni un résultat bien significatif. Le premier n'avait plus du tout de leucocytes granulés ; le second en possédait tout juste 1 p. 100.

Mon attention attirée sur ce point, je désirai étudier l'influence possible de la Sacculine sur le nombre des granulés de *Carcinus mænas*. Malheureusement, les expériences à réaliser sont plus difficiles que je ne l'avais imaginé. J'ai toujours éprouvé, malgré des soins constants, beaucoup de peine à conserver des Crabes sacculinés en aquarium, pendant un temps suffisant. Au bout de huit à dix jours la Sacculine dégénère et meurt sur place ; au bout d'une quinzaine, la plupart des individus avaient perdu leur Sacculine. Voici néanmoins quelques résultats.

Expérience 8. — Quatre individus sacculinés de 55 à 67 millimètres sont placés dans l'appareil décrit ci-dessus et abon-

damment nourris pendant six jours. Le parasite semble encore parfaitement vivant. Leur sang examiné a donné comme valeurs de $\frac{G}{T}$ 18 p. 100, 21 p. 100, 25 p. 100, 26 p. 100.

Expérience 9. — Quatre autres individus de même taille ont donné 21 p. 100, 22 p. 100, 26 p. 100, 26 p. 100.

Ces chiffres sont notablement inférieurs à ceux que l'on obtiendrait en nourrissant abondamment des Crabes non parasités. Il semble donc bien que la présence de la Sacculine empêche le nombre des leucocytes granulés de s'élever à la valeur normale.

Expérience 10. — Quatre individus parasités de 55 à 62 millimètres sont soumis à un jeûne rigoureux. $\frac{G}{T}$ prend les valeurs suivantes :

	1 ^{er} INDIVIDU. P. 100.	2 ^e INDIVIDU. P. 100.	3 ^e INDIVIDU. P. 100.	4 ^e INDIVIDU. P. 100.
Début de l'expérience.....	21	19	33	25
3 jours.	21	16	30	26
6 —	15	10	25	12
8 —	12	6	17	Sacc. morte.
10 —	7	5	11	»

Si l'on compare avec les chiffres fournis par les Crabes normaux soumis à un jeûne absolu, on constate que la diminution du nombre des leucocytes granulés est au moins deux fois *plus rapide* chez les individus parasités.

Expérience 11. — Deux individus, l'un de 39 millimètres, l'autre de 71 millimètres de diamètre transversal, contenant 14 p. 100 et 25 p. 100 de leucocytes granulés sont abondamment nourris pendant dix jours. La Sacculine paraît encore vivante. Leur sang est examiné. Il contient 17 p. 100 et 29 p. 100 de leucocytes granulés. La Sacculine externe est alors enlevée. Les Crabes sont replacés dans l'appareil et de nouveau nourris pendant dix jours. Le sang contient alors 23 p. 100 et 36 p. 100 de leucocytes granulés, chiffres encore inférieurs à ceux qu'aurait fournis, dans les mêmes conditions, un Crabe normal. L'augmentation du nombre des granulés, est donc *plus rapide* dans un Crabe désacculiné. Mais elle n'atteint pas à beaucoup près cependant la rapidité habituelle.

La Sacculine interne possède donc sa part d'influence sur le nombre des granулés.

De ces diverses expériences, il semble résulter que la présence de la Sacculine empêche le développement des leucocytes granулés. Il reste cependant un léger doute. On a vu que les Sacculines se conservaient difficilement en aquarium. J'ai pris soin d'éliminer les Crabes dont le parasite paraissait avoir souffert. Mais les autres Sacculines qui m'ont paru intactes avaient peut-être déjà subi une dégénérescence partielle invisible à l'extérieur.

INFLUENCE DE L'ÂGE ET DU SEXE.

L'âge ou pour mieux dire la taille (car nous n'avons pas d'autre moyen d'apprécier l'âge d'un Crabe), paraît avoir une influence évidente sur le nombre des leucocytes granулeux.

J'ai récolté le même jour et en un même lieu, 46 *Car. mænas* des deux sexes et de taille variable. Leur sang, examiné, a fourni les chiffres suivants. $\frac{G}{T}$:

Millim.	P. 100.	Millim.	P. 100.
10.....	6	49.....	24
12.....	5	50.....	25
12.....	5	51.....	28
15.....	3	53.....	33
17.....	6	55.....	35
17.....	7	56.....	45
17.....	7	58.....	40
18.....	12	60.....	46
18.....	14	62.....	45
20.....	8	64.....	40
22.....	9	64.....	41
23.....	8	64.....	40
24.....	10	66.....	40
25.....	9	69.....	37
25.....	12	71.....	31
29.....	17	72.....	29
29.....	14	74.....	34
30.....	18	75.....	27
31.....	15	75.....	55
32.....	14	80.....	22
37.....	13	81.....	20
41.....	15	83.....	14
43.....	17	84.....	32

Malgré des variations de détail, dues à des causes diverses et multiples, le rapport $\frac{G}{T}$ s'élève assez régulièrement depuis les plus petites tailles jusqu'à 60 millimètres environ. Au delà, il se produit une irrégularité remarquable avec tendance à un abaissement.

Je m'avisai plus tard que cette irrégularité était peut-être en relation avec le développement des produits génitaux. Je me procurai donc six paires de Crabes *accouplés*.

L'examen de leur sang a fourni les résultats suivants. $\frac{G}{T}$:

♂		♀	
Millim.	P. 100.	Millim.	P. 100.
50.....	30	82.....	25
55.....	38	88.....	17
66.....	34	69.....	26
52.....	29	77.....	19
67.....	33	89.....	18
61.....	44	75.....	29

La série de valeurs de $\frac{G}{T}$ relatives aux ♂ fait assez bien suite à celle du tableau précédent. Tout au plus y aurait-il légère tendance à diminution.

Au contraire les chiffres relatifs aux ♀ accusent un fléchissement relativement considérable.

Sans en pouvoir donner une démonstration péremptoire, il est cependant permis de se demander si le développement des éléments reproducteurs n'est pas la cause de la diminution de $\frac{G}{T}$ et en conséquence du nombre des leucocytes granuleux. T a sûrement peu varié. J'ai examiné la glande stomacale de quatre de ces femelles, et je n'y ai pas trouvé de prolifération particulièrement abondante.

Un rapprochement s'impose évidemment avec l'observation de Caullery et Mesnil (1899) qui ont vu chez *Dodecaceria concharum*, les granulations acidophiles disparaître au moment du développement des éléments reproducteurs.

RÔLE DES GRANULATIONS LEUCOCYTAIRES.

C'est là une question fort obscure. En ce qui concerne les Crustacés, les auteurs anciens admettaient volontiers la nature graisseuse des granulations et leur rôle de substance de réserve.

Cuénot (1891 *a*) les regardait comme des grains de ferment. Cattaneo (1889, 1891) se ralliait à cette opinion. Ce ferment aurait eu pour effet de transformer les peptones de la digestion en hémocyanine. Il était plausible de comparer les granulations à des grains de ferment. Mais le rôle attribué à la diastase correspondante était hypothétique.

En 1893, Cuénot revient sur la question. Il abandonne sa première manière de voir et reconnaît l'analogie des granulations leucocytaires des Crustacés avec les granulations d'Ehrlich. Il déclare leur rôle inconnu. Ce ne sont pas des substances de réserve. Le nombre des granulations n'apparaîtrait pas sensiblement modifié chez *C. mænas* après un jeûne de deux mois.

Il nous semble, au contraire, qu'on pourrait les considérer comme des substances de réserve. Quelle que soit la cause qui la provoque, la disparition des granulés est due à la dissolution des granulations qu'ils contiennent. D'autre part, cette disparition se fait dans des circonstances où, semble-t-il, l'organisme manque de substances albuminoïdes. On a vu plus haut l'influence du jeûne, de la mue, celle des parasites, cette dernière établie sans précision, mais cependant assez nette. Inversement, une alimentation abondante fait reparaitre les granulations.

On a rarement envisagé comme possible la nature de réserve des granulations leucocytaires. Cependant les granulations acidophiles représentent une forme bien connue d'accumulation et de mise en réserve des substances albuminoïdes. Les sphérules du corps adipeux des Insectes sont dans ce cas. Leur rôle n'est pas niable. De même, les granulations leucocytaires observées par Caullery et Mesnil (1899) dans les Cirrhatuliens sont certainement constituées par une substance de réserve puisqu'elles sont dissoutes au moment de la formation des produits génitaux. Chez les Vertébrés, enfin, Blumenthal (1904) a été amené par expérience à considérer les cellules *éosinophiles* du Cobaye, de la

Grenouille, etc., comme des éléments de réserve. Elles seraient particulièrement abondantes dans les individus bien nourris.

Enfin, Stéphan (1907) a constaté qu'un certain nombre de cellules éosinophiles du Protoptère se vident pendant l'hivernage. Il a observé les diverses phases de ce phénomène, et aussi de l'élaboration de nouvelles granulations. Il conclut en disant que les cellules à granulations sont des éléments glandulaires à sécrétion interne. Si l'on songe que l'époque d'hivernage est aussi une époque de jeûne, il serait peut-être permis d'être moins prudent que Stéphan et de conclure à la nature de réserve des granulations éosinophiles du Protoptère.

CELLULES SPHÉRULEUSES.

On trouve parfois dans le sang des Décapodes et particulièrement de ceux qui ont souffert, d'assez grandes cellules bourrées de grosses sphérules assez régulières, qui se colorent facilement par les teintures basiques.

En réalité, ce sont des éléments fixes du tissu conjonctif tombés accidentellement dans la circulation. Haeckel (1857) les avait déjà vus dans l'Écrevisse. Il les considérait comme des cellules adipeuses (Fettgewebe). Hardy (1892) a refait l'observation de Haeckel. D'après lui, ces éléments sont particulièrement abondants autour des artères, où ils formeraient un véritable tissu constitué par une trame cellulaire, bourrée d'éléments libres. Ces éléments libres sont remplis de grosses granulations qui se colorent, d'après Hardy, en rose brillant (« bright rose ») sous l'action du bleu de méthylène. Ces granulations seraient donc, non seulement basophiles, mais métachromatiques. Il désigne ces éléments sous le nom de cellules basophiles. Elles n'apparaissent pas normalement dans la circulation, sinon en très faible quantité.

Cuénot (1893, 1905) les étudie de nouveau et les désigne sous le nom de *cellules protéiques*. Il croit que les sphérules sont constituées par une substance de réserve probablement albuminoïde, car elles disparaissent assez vite dans une Écrevisse qu'on prive de nourriture.

Bruntz (1907) étudie une fois de plus ces éléments et les dé-

nomme *néphrophagocytes*, ce qui indique suffisamment leurs propriétés générales. Il retrouve des néphrophagocytes dans tous les groupes des Crustacés supérieurs.

Chez les Amphipodes, les Isopodes, ils sont répandus dans le voisinage du cœur ou disséminés un peu partout dans l'organisme. Kowalevsky (1894) avait déjà mis en évidence chez les Amphipodes leur rôle excréteur et Bruntz (1904) a observé leur pouvoir phagocytaire. Martinow (1896) avait précédemment décrit ceux du Cloporte. Enfin, Bruntz en a retrouvé chez les Schizopodes et les Stomatopodes.

Je n'ai pas étudié ces diverses cellules, mon attention ayant été attirée trop tard sur cette question. Mais j'ai pu cependant examiner les néphrophagocytes de l'Écrevisse. Ces éléments, assez gros, sont tels que les auteurs les ont décrits. Leurs sphérules se colorent non seulement par les réactifs acides, mais aussi, et avec prédilection, par les basiques. Elles sont donc en réalité amphi-basophiles. Je n'ai pu constater nettement la métachromasie signalée par Hardy.

Je ne doute aucunement que ces cellules ne doivent être assimilées aux *cellules sphéruleuses* déjà vues chez les Mollusques et que nous rencontrerons encore dans d'autres groupes. Je leur donnerai donc le même nom. Comme les éléments analogues des Mollusques, ils font à proprement parler partie du tissu conjonctif, mais ils peuvent passer dans la circulation sous des influences d'ailleurs mal déterminées. Dans d'autres groupes (Siponeulides, Échinodermes) nous les verrons flotter normalement libres, dans le liquide coelomique. D'autre part, Cuénôt a montré que les cellules excrétrices (cellules sphéruleuses) des Mollusques excrètent le carminate injecté dans la cavité générale exactement comme les cellules sphéruleuses des Décapodes.

A s'en tenir aux descriptions histologiques, insuffisantes cependant, de Bruntz, il semble bien que les néphrophagocytes des autres Crustacés soient aussi des cellules sphéruleuses. Partout il signale la présence de « boules » ou de « vacuoles » qui ne sont sans doute que des sphérules.

Il y aurait lieu de discuter la question du rôle physiologique de ces cellules. Elles sont certainement phagocytaires. D'autre part, elles absorbent le carminate injecté dans la cavité générale,

ce qui, disent Cuénot et Bruntz, prouve qu'elles sont excrétrices. Malgré l'opinion courante, je ne considère pas cette conclusion comme absolument légitime. Mais ce serait revenir une fois de plus sur la question de la valeur expérimentale des injections physiologiques. Les sphérules sont-elles des produits d'excrétion ou des substances de réserve? Cette question se pose pour les cellules sphéruleuses de tous les animaux qui en possèdent. Nous ne l'aborderons pas ici.

ORGANES LYMPHOGENES.

Les leucocytes des Crustacés Malacostracés prennent naissance dans des amas lymphoïdes, diversement placés, mais de structure assez constante.

Löwit (1891) avait cru voir de nombreuses amitoses dans les leucocytes libres du sang des Décapodes. Ces amitoses, si elles existent réellement, sont fort rares. Pour ma part, je n'en ai jamais rencontré qui fussent véritablement indiscutables.

Quand les amitoses ne sont pas très abondantes, quand on ne peut pas constituer une série de stades sans lacunes importantes, et surtout qu'on ne peut pas observer la division protoplasmique, il convient de considérer la réalité du phénomène comme très problématique. Löwit a simplement pris des noyaux polymorphes pour des stades de division directe.

La division directe n'intervient donc en rien dans la multiplication des globules du sang des Décapodes. Par contre, on rencontre quelquefois des mitoses dans les leucocytes circulants; mais elles sont rares, et on ne peut leur attribuer qu'un rôle tout à fait accessoire.

C'est Cuénot (1893) qui découvrit l'organe lymphogène des Décapodes. C'est une masse de tissu lymphoïde disposée sur les faces dorsales et latérales de l'estomac et en relation avec l'artère ophtalmique. Bruntz (1907) étendit ses recherches à tout le groupe des Podophtalmes, et il découvrit des organes lymphoïdes dans toutes les familles, sauf chez les Cumacés, qu'il n'a pu étudier.

Comme nous venons de le voir, l'organe lymphogène des Décapodes est unique et situé à la surface dorsale de l'estomac. Ce

n'est pas tout : j'ai rencontré chez l'Écrevisse des nodules lymphoïdes répandus çà et là dans le tissu conjonctif. Ils sont toujours assez petits, pouvant mesurer de 100 à 250 μ environ. Leur nombre et leur position n'ont absolument rien de constant. On en trouve dans le tissu conjonctif ventral de l'abdomen aux environs des glandes génitales et de la glande lymphogène stomacale. Il semble que, primitivement, la fonction lymphogène ait dû être diffuse et que les centres formateurs aient été répandus dans tout le tissu conjonctif. Ultérieurement, se serait constituée la glande lymphogène stomacale par suite de l'accumulation des nodules en un point déterminé.

Le type diffus est d'ailleurs conservé chez les Stomatopodes. En effet, d'après Bruntz (1907), les organes lymphogènes de la Squille consistent en d'innombrables petits nodules, rassemblés en amas et répandus dans le tissu conjonctif ventral des trois derniers anneaux du thorax et de l'abdomen tout entier, sauf le telson.

Inversement, les Schizopodes appartiennent au type concentré représenté par un organe lymphogène étalé sur la surface dorsale de l'estomac, comme chez les Décapodes (Bruntz, 1907).

Il resterait, dans le groupe des Podophtalmes, à étudier la famille des Cumacés. Mais, ni Bruntz, ni moi-même, n'avons pu nous procurer de représentants de cette famille, au moins en nombre suffisant.

La structure des organes lymphogènes des Podophtalmes est remarquablement constante. Elle est constituée par une accumulation de nodules ou de cordons composés d'un nombre assez variable de cellules. Ces nodules sont entourés et séparés les uns des autres par du tissu conjonctif. Chaque nodule se compose d'un stroma conjonctif cellulaire et de cellules lymphoïdes libres logées dans les mailles du stroma. Les cellules semblent parfois posséder une fine membrane. Il n'en est rien. Si on fixe une glande stomacale d'Écrevisse au moyen de bichromate à 2 p. 1000 ou du liquide de Merkel, on constate que cette prétendue membrane est constituée simplement par les plus fines travées du stroma. Les mailles de ce réseau sont assez étroites pour ne renfermer chacune qu'une seule cellule.

Le stroma est de nature cellulaire. Bruntz (1907) le dit simplement fibrillaire. Un objet de choix pour observer la structure de ce réseau est la glande stomacale de *Dromia vulgaris* M.-Edw. (Pl. II, fig. 74). Fixée au Lindsay et colorée au Magenta-Benda, elle fournit des préparations démonstratives. Chaque nodule est formé par une série de cellules conjonctives et anastomosées (*st.*). Les travées les plus larges renferment un noyau allongé très colorable. Ces mêmes travées renferment des sortes de lames acidophiles anastomosées entre elles, qui représentent à proprement parler la partie conjonctive de l'élément. Les travées les plus fines forment un réseau serré dans les mailles duquel sont logées les cellules lymphoïdes. Dans ces cellules conjonctives nous reconnaissons les cellules de Leydig du 3^e ordre (des auteurs allemands) que nous rencontrerons aussi dans la glande de Blanchard des Scorpions. D'ailleurs, la structure de ce dernier organe est fondamentalement la même que celle de la glande stomacale des Crustacés. Si l'on s'adresse à l'Écrevisse (Pl. II, fig. 73), la structure du stroma paraît être uniquement fibrillaire. En réalité, on peut parfois apercevoir des restes de noyaux dans les plus volumineuses travées du réseau. Ici encore le stoma est cellulaire. Mais l'élément conjonctif a pris la prédominance au point que la nature cellulaire du réseau n'apparaît plus.

Les cellules libres ressemblent de très près aux leucocytes libres les plus jeunes (*c. l.*). Les karyokinèses ne manquent presque jamais. Dans certains cas, elles sont particulièrement abondantes. Il n'y a d'ailleurs aucun milieu. Elles sont, ou rares, ou très fréquentes. A la suite d'une saignée importante, elles deviennent très abondantes.

Toujours, on peut observer quelques noyaux pyknotiques (*n. p.*), c'est-à-dire ratatinés, condensés et devenus fortement chromatiques. Ils sont particulièrement abondants dans les glandes en voie de prolifération active. Il semble donc que la dégénérescence de ces noyaux soit le résultat d'une multiplication intense, d'une activité exagérée. Ce phénomène n'est d'ailleurs pas particulier aux Crustacés, car on le rencontre normalement dans le tissu lymphoïde des Vertébrés, les corps blancs des Poulpes, etc. . . .

Enfin, Bruntz (1907) a découvert chez les Edriophtalmes des organes lymphogènes diversement placés : dans la tête entre les deux yeux (Amphipodes) ; dans les deux derniers anneaux thoraciques et le premier abdominal (Cloportes, Ligies) ; dans les deux derniers anneaux thoraciques seulement (Asellus). Bruntz a également montré que les organes frontaux des Caprellides, qu'on avait généralement considérés comme des organes sensoriels, sont en réalité des organes lymphogènes.

La structure de tous ces organes est fondamentalement la même que chez les Podophtalmes. Ils sont donc formés d'un réseau plus ou moins complet maintenant en place des cellules lymphoïdes (Bruntz).

On ne connaît pas d'organes lymphogènes chez les Entomotraccés. Seul, Miculicich (1905) a signalé des centres formateurs de globules dans *Branchiella thynni* Mic. (Copépode parasite).

RÉSUMÉ

Tels qu'ils sortent de la glande lymphoïde, les jeunes leucocytes hyalins (stade I) sont des petites cellules à gros noyau, peu amiboïdes et peu phagocytaires. Le protoplasma ne tarde pas à s'accroître, tandis que le noyau devient polymorphe (stade II). La cellule est alors au maximum de son activité amiboïde et phagocytaire.

Des granulations se développent enfin dans la cellule (leucocyte granulé).

Enfin les éléments usés dégénèrent à quelque stade qu'ils appartiennent, par le processus déjà rencontré de la pyknose et de la karyorhexie.

La réaction chromatique des granulations peut varier à l'infini entre l'acidophilie pure et une amphophilie presque parfaite. Quelle que soit leur réaction, ces granulations changent de propriétés chromatiques dans le cours de leur développement. Elles sont, au début, plus basophiles qu'à l'état adulte. Ultérieurement, elles peuvent se redissoudre. Elles repassent alors par le même stade de basophilie.

L'état de nutrition de l'animal influence considérablement le nombre des leucocytes granulés. Si on laisse jeûner un Crabe,

on voit peu à peu le nombre des leucocytes granulés s'abaisser.

Inversement, une alimentation abondante les fait réapparaître.

La mue, qui coïncide avec une période d'inanition, a le même effet que le jeûne.

Les parasites semblent provoquer un abaissement du nombre normal des leucocytes granuleux.

Enfin, ce nombre semble également varier avec l'âge et le sexe. De tout ce qui précède, il résulte que les granulations leucocytaires sont des produits de réserve.

Le tissu conjonctif des Crustacés renferme des cellules fixes bourrées de sphérules albuminoïdes et amphi-basophiles. Accidentellement, elles peuvent passer dans la circulation. Outre leur rôle phagocytaire et excréteur (Bruntz), elles sont peut-être aussi des éléments de réserve.

Les organes lymphogènes des Crustacés sont constitués par un stroma réticulé qui paraît souvent être purement conjonctif, mais dont la nature primitive est cellulaire. Dans les mailles sont logées de nombreuses cellules lymphoïdes qui se multiplient par mitose.

B. — Arachnides.

SCORPIONIDES. — SANG.

Historique. — Le sang des Scorpions a été peu étudié. Ray Lankester (1884) signale très sommairement la présence des leucocytes. Cattaneo (1889) et Cuénot (1891 *a*) les décrivent avec plus de détails. Le dernier de ces auteurs reconnut l'existence de deux espèces de cellules granulées : des *amibocytes à petits granules albuminogènes* et de *gros amibocytes à grosses granulations sphériques*. Mais il croit pouvoir considérer la glande de Blanchard comme un organe globuligène, opinion qu'il rectifie dans une revue générale de la question (1897). Il admet alors que la multiplication des globules se fait par mitose des éléments circulants. Kowalevsky (1893, 1894) décrit des *cellules à grains éosinophiles* qui correspondent aux amibocytes à petits granules albuminogènes de Cuénot.

Observations. — On se procure difficilement des formes variées de Scorpionides. J'ai pu disposer d'un grand nombre d'exemplaires de *Buthus occitanus* Amor. et de quelques représentants seulement de *Euscorpius flavicaudis* Geer, *Buthus australis* L., *Scorpio maurus* L.

Pour se procurer du sang il suffit de sectionner le bout d'une patte.

Si l'on veut pratiquer une saignée aussi complète que possible, ou si l'on désire se procurer une quantité de sang importante, il est commode de couper l'extrémité de l'aiguillon. Un gros individu peut ainsi fournir facilement $3/4$ de centimètre cube de sang.

1° *Leucocytes hyalins, stades I et II* (Pl. II, fig. 32 et 33). — Leur nombre est assez variable suivant les individus. Ils mesurent de 8 à 15 μ . chez *Buthus occitanus* Amor. Cette variation dans la taille tient uniquement à l'épaisseur de la couche protoplasmique qui peut passer de 1 à 5 μ . Le noyau est sphérique et mesure 6 μ . Il renferme un certain nombre de petits karyosomes régulièrement disposés, et un nucléole plasmatique sphérique et central. Le protoplasma est grossièrement granuleux et un peu basophile, au moins dans les plus petites cellules. Parfois, il renferme une ou deux vacuoles, d'ailleurs vides, comme il s'en trouve dans les cellules vacuolaires des Aranéides. Ces cellules sont très amiboïdes, phagocytaires. On y rencontre fréquemment des mitoses.

2° *Leucocytes à granulations.* — Ce sont les cellules à petits granules albuminogènes de Cuénot et les cellules à grains éosinophiles de Kowalevsky et de Cuénot. Ces éléments sont ovaires, et mesurent de 10 à 20 μ dans leur plus grand diamètre. A l'état frais, ils se montrent bourrés de nombreuses granulations au milieu desquelles le noyau se détache comme une zone claire. Ces granulations sont *bacilliformes* (Pl. II, fig. 36) et rappellent par leur aspect les cristalloïdes acidophiles du sang de la Grenouille et des Reptiles, de beaucoup d'Oiseaux, de la moelle du Cobaye, etc. Les réactifs fixateurs altèrent assez souvent la forme de ces granulations, en les gonflant légèrement et les rendant sphériques. Levaditi (1902) a montré de même que la moelle du Cobaye renferme, après fixation par

le formol, beaucoup de cristalloïdes à réaction acidophile et, au contraire, peu de cristalloïdes, beaucoup de granulations acidophiles sphériques après fixation par la chaleur. Le mode de fixation altère donc la forme de la granula sans altérer ses réactions chromatiques. Il en est de même chez les Scorpions.

Le noyau atteint 4-5 μ ; il est ovulaire, rempli d'un grand nombre de petits karyosomes, mais ne renferme pas de nucléole, sinon très exceptionnellement. On y rencontre parfois des karyokinèses, mais elles sont fort rares (Pl. II, fig. 40).

Les réactions chromatiques des fines granulations sont intéressantes.

COLORANT	COLORATION	REMARQUES
Triacide.....	Rouge violacé.	Rouge vif par l'alcool.
Giemsa.....	—	—
Mélange C.....	Orange.	»
Unna.....	Bleu clair.	Décoloration complète par l'alcool.
Thionine.....	»	»
Hématoxyline au fer....	Bleu gris faible.	»
Vert de méthyle.....	Vert très faible.	Décoloration complète par l'alcool.
Dahlia.....	»	»
Orange.....	Orange.	Très électif.
Vert lumière.....	Vert.	»
Fuch sine acide.....	Rouge.	»

Il résulte de ce tableau que ces granulations absorbent indistinctement les couleurs acides et les couleurs basiques, mais que la coloration par les secondes est peu stable. Les mélanges donnent une teinte intermédiaire. On peut enlever tout le pigment acide au moyen de l'alcool.

Ces granulations se rapprochent à la fois des β ou amphophiles et des α ou acidophiles d'Ehrlich, sans qu'on puisse les classer nettement dans aucune catégorie. Ce sont des amphophiles à tendance acidophile.

3° *Développement des granulations* (Pl. II, fig. 37 à 39). — Dans certains individus on peut observer de nombreux stades de développement des leucocytes à granulations. Il existe des éléments que leurs caractères généraux placent entre les leucocytes hyalins et les leucocytes granulés. Les mitoses propres

qu'on observe dans les leucocytes granulés sont si rares qu'elles n'interviennent dans leur multiplication que dans une infime mesure.

Les détails de la transformation des hyalins en granulés sont intéressants. Le processus peut atteindre des leucocytes au stade II de toute taille. On voit d'abord apparaître quelques granulations distribuées çà et là dans le protoplasma. Elles augmentent peu à peu de nombre. A cette époque elles sont beaucoup plus nettement amphophiles qu'à l'état adulte. On peut les teindre non seulement avec les couleurs acides, mais encore très facilement avec l'Unna, le Dahlia, etc. Une préparation au mélange C met bien cette propriété en évidence. Les jeunes granulations sont noires (les amphophiles d'Ehrlich sont *indulinophiles*), les adultes sont rouge orangé, et cela dans une même préparation. Plus tard, l'amphophilie des granulations s'atténue dans le sens d'une acidophilie plus prononcée. A l'état adulte, elles cessent, comme on l'a vu, de se colorer nettement par l'Unna et le Dahlia et prennent une teinte orangée dans le mélange C. Cette modification se produit à un stade quelconque, qui n'a de rapport, ni avec le nombre, ni avec la grosseur des granulations. Souvent, elle atteint, d'un seul coup, la totalité des grains. Mais parfois, elle se produit progressivement. On peut alors observer côte à côte, et dans la même cellule, de jeunes granulations amphophiles et des adultes plus acidophiles.

4° *Cellules sphéruleuses* (Pl. II, fig. 34, 35). — Ces cellules sont fort curieuses. Si on examine du sang frais ou même encore du sang coloré et fixé par une trace de solution d'iode dans l'iodure de potassium, réactif qui conserve admirablement ces éléments, on aperçoit des cellules que les anciens histologistes auraient qualifiées « *mûriformes* ». Elles semblent formées d'un amas sphérique de gros granules réfringents également sphériques qui prennent sous l'influence de l'iode une coloration jaune clair.

Pour les étudier il faut les fixer par deux procédés différents. Au moyen du Zenker iodé ou du liquide de Zenker dépourvu d'acide acétique, on conservera les granulations. Au moyen du Zenker à 10 p. 100 d'acide acétique, des liquides de Flemming,

ou de Lindsay on fixera très bien le protoplasma et le noyau, mais on dissoudra les granulations.

Ces cellules sont d'abondance extrêmement variable. Je ne les ai guère vues manquer; mais elles sont le plus souvent en très faible proportion (1 p. 100). Dans quelques cas, je les ai rencontrées en énorme quantité (50 p. 100). Toujours il s'agissait d'individus ayant vécu dans des conditions plus ou moins anormales. Elles étaient fort nombreuses dans deux *Buthus occitanus* Amor. dont le sang était en voie de rénovation, l'un à la suite d'une saignée, l'autre sans cause évidente, et chez un autre grand individu de la même espèce, qui avait subi dans un boîti étroite un voyage d'une huitaine de jours au moins. Enfin dans un *Scorpio maurus* L., qui avait également voyagé.

Leur taille peut varier chez *Buthus occitanus* Amor. de 12 à 20 μ . Elles sont beaucoup plus grandes chez *Scorpio maurus* L.

Une préparation fixée dans un réactif non acide, puis colorée, montre la cellule sous la forme sphéroïde granulée (Pl. II, fig. 35). Le noyau est invisible, car les granulations prennent les mêmes teintures que lui. Après fixation dans un réactif acide les sphérules ont disparu (Pl. II, fig. 35). Le protoplasme se montre réduit à une masse spongieuse formée par les minces parois qui limitent les alvéoles où étaient contenues les granulations. De place en place, surtout au point d'intersection des cloisons, se voient de petits microsomes. Dans l'ensemble on croirait avoir sous les yeux une très belle structure alvéolaire. Il n'y a pas de membrane. Le noyau est assez petit, unique et quelquefois sphérique. Très souvent il est étoilé, comme échancré sur les bords par les énormes sphérules qui l'entourent, disposition que nous avons déjà retrouvée chez les Gastéropodes (*Helix*), et qui rappelle, en moins prononcé, le noyau des cellules adipeuses des Hyménoptères. Ce noyau renferme un grand nombre de petits grains de chromatine, très fins, et ne montre pas de nucléoles plasmatiques.

Les sphérules, qui encombrant le cytoplasme ont peut-être une membrane ou tout au moins une zone de condensation périphérique. Traitées par la glycérine, elles se réduisent à une simple membrane colorable dont une moitié est invaginée dans l'autre. Le traitement par l'eau pure permet alors, quoique

difficilement, si on a trop attendu, de rendre aux sphérules leur forme habituelle. Si on les traite simplement par de l'eau distillée ou par KOH à 0,5 p. 100, elles éclatent et disparaissent sans laisser aucun résidu. Leur substance est donc soluble dans l'eau. Il semble que si la zone périphérique était également soluble, la sphérule devrait non éclater, mais se dissoudre progressivement. On peut donc admettre l'existence, à la périphérie de la sphérule, d'une zone dont les propriétés sont différentes de celles de la substance intérieure.

L'étude des propriétés chromatiques doit se faire après fixation courte (1 à 2 minutes) dans du Zenker non acide.

COLORANT	COLORATION	REMARQUES
Triacide.....	Violet.	Ne passe pas au rouge par l'alcool, bleu par traitement par l'eau.
Mélange C.	Noir.	»
Giemsa.	Violet.	»
Unna.	Bleu.	Très résist. à l'alcool.
Thionine.....	—	—
Hém. au fer.....	Noir.	»
Orange.....	»	Quelquefois très faible coloration.
Éosine.....	Rouge.	»
Vert lumière.....	Vert.	»

Il résulte de ce tableau que les grosses granulations absorbent aussi bien les couleurs acides que les couleurs basiques, mais qu'elles fixent ces dernières avec une énergie très particulière. La teinte violette que leur communique le triacide est bien la preuve de cette amphophilie. L'eau, bon dissolvant, comme on sait, de la fuchsine acide, enlève sans grande difficulté le pigment acide rouge. Par contre, l'alcool n'enlève pas le vert de méthyle, cependant peu résistant d'habitude à l'action de ce réactif. C'est justement l'inverse de ce que nous ont montré les fines granulations. L'amphophilie des sphérules se complique donc d'une basophilie prononcée.

Les cellules sphéruleuses des Scorpions sont capables de phagocytose. Après injection, j'ai observé des cellules sphéruleuses qui avaient absorbé des particules. L'épaisseur de la

cellule empêche parfois de voir l'encre qu'elle a absorbée. En écrasant avec précaution une goutte de sang entre lame et lamelle, on met facilement en évidence des cellules sphéruleuses chargées d'encre de Chine (fig. 13, p. 113).

Il reste à chercher et à trouver l'origine de ces cellules sphéruleuses. Ce qui frappe de suite, c'est l'absence de cellules de ce type non complètement bourrées d'inclusions. On ne rencontre aucun de ces éléments qu'on pourrait considérer comme une forme jeune. En conséquence, je n'ai jamais trouvé, même dans des individus dont le sang est en voie de rénovation, d'intermédiaires entre les autres éléments du sang et les

cellules sphéruleuses, cependant fort abondantes dans ce cas. On rencontre bien dans certaines préparations quelques sphères de 5-6 μ bourrées d'une demi-douzaine de sphérules, mais un examen attentif n'y décèle pas de noyau; de plus, elles sont toujours au voisinage de cellules plus ou moins altérées. Ce sont donc des fragments de cellules n'ayant rien à voir avec la forme jeune que nous recherchons.

Dans ces conditions, il était indiqué d'examiner le tissu conjonctif des Scorpions.

Le tissu conjonctif des Scorpions a été étudié sommairement par Ray Lankester (1884) et Kowalevsky (1892). Bruntz (1904) l'examine avec beaucoup plus de soin. D'après lui, on y rencontre : 1° de grosses cellules de 30 μ à membrane épaisse, renfermant le plus souvent deux petits noyaux sphériques de 3 μ . Leur protoplasma est bourré de granulations qui paraissent jaunâtres sur des préparations fixées. Sur le frais, il se montre rempli de cristaux allongés. L'acide osmique dissout ces inclusions. Ces cellules excrètent le carminate d'ammoniaque injecté dans la cavité générale ;

2° De petites cellules *non adipeuses* à membrane épaisse, à cytoplasma abondant, à noyaux ressemblant à ceux des cellules à carminate.

Le tout est soutenu par un réseau conjonctif. Nos cellules

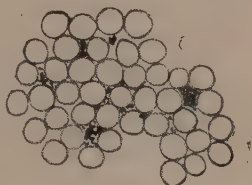


Fig. 13 — *Buthus occitanus* Amor. — Cellule sphéruleuse ayant phagocyté de l'encre de Chine. La cellule est partiellement écrasée, ce qui permet d'apercevoir le noyau et les particules d'encre.

sphéruleuses correspondent-elles à l'une des deux catégories ci-dessus?

Peut-être pourrait-on les rapprocher des cellules à carminate; mais il y a de notables différences: présence d'une membrane, deux noyaux; sur le frais, les grosses granulations sont sphériques et non cristalloïdes. Malheureusement, Bruntz ne donne que des figures d'ensemble et ne représente pas les cellules à carminate à une échelle suffisante.

Mon attention, attirée trop tard sur ce point, ne m'a pas permis d'étudier plus complètement le tissu conjonctif. J'ai dû me borner à examiner soigneusement des coupes intéressant d'ailleurs toutes les régions du corps.

J'ai trouvé des cellules sphéruleuses répandues un peu partout, mais jamais localisées en masses importantes. D'autre part, j'ai pu me convaincre que les cellules à carminate de Bruntz présentent, suivant les régions, et surtout suivant les réactifs fixateurs, des aspects extrêmement variables. De telle sorte que je ne suis pas encore très sûr que mes cellules sphéruleuses ne doivent pas être confondues avec une forme déterminée de cellule à carminate.

Quoi qu'il en soit, l'absence de formes intermédiaires entre les leucocytes et les cellules sphéruleuses, l'extrême variabilité de leur nombre, me permettent de penser que ce sont des *cellules fixes* du tissu conjonctif qui passent *accidentellement* dans la circulation. Nous les rapprocherons donc: des Mastzellen des Vertébrés qui, comme on sait, passent régulièrement mais en faible proportion dans la circulation, alors qu'elles sont surtout abondantes dans le tissu conjonctif; des néphrophagocytes des Crustacés (Bruntz), qui comme Hardy l'a remarqué (1892, Basophile cells de cet auteur) se montrent occasionnellement dans la circulation; enfin des cellules sphéruleuses des Mollusques, auxquelles elles ressemblent étrangement par leur aspect général. C'est en raison de ces affinités évidentes que nous avons désigné tous ces éléments sous le nom général de cellules sphéruleuses.

ORGANE LYMPHOÏDE.

Cuénot (1891 *a*) eut le premier l'idée de considérer la glande de Blanchard des Scorpionides comme un organe lymphogène.

Cette glande de Blanchard a été décrite par l'auteur dont elle porte le nom (1851). Elle consiste en un cordon ou en une série de nodules attachés tout le long de la chaîne nerveuse dans la région céphalothoracique et préabdominale. Houssay (1887) (1) a précisé le rapport de cet organe avec le système nerveux. Il a montré que la chaîne nerveuse est entourée d'une lacune, qui, plus dilatée à la face ventrale, a été décrite sous le nom d'artère récurrente. Cette lacune se ramifie dans la masse de la glande qu'elle divise en nodules.

Cuénot (1891 *a*) la considère nettement comme lymphogène; d'après lui, on y observe des cellules hyalines et des cellules granulees, analogues à celles qu'on trouve dans le sang. Le développement des granules s'effectuerait dans cet organe.

Un progrès important est dû à Kowalevsky (1893). Après avoir injecté de l'encre de Chine dans la cavité générale, il constate que la glande devient noire. Elle absorbe également des bactéries, des hématies et, d'une manière générale, tous les corps étrangers. C'est donc un organe phagocytaire.

Cuénot (1897) revient sur la question; d'après lui, on peut distinguer dans cet organe les éléments suivants :

1° Des éléments germinatifs qui se multiplient par mitose;

2° Des éléments phagocytaires;

3° Des cellules à grains acidophiles qui représentent le terme final de l'évolution. Toutes ces formes se retrouvent dans le sang circulant. Il y aurait, d'après Cuénot, deux séries évolutives parallèles composées des mêmes termes, l'une se développant dans le sang, l'autre dans la glande. En conséquence, nous devons conclure que la glande de Blanchard n'est pas un organe lymphogène.

J'ai étudié cet organe avec quelque soin chez *Buthus occitanus* Amor. où il consiste en une série de masses attachées le

(1) Houssay (F.), Sur la lacune sanguine périnervienne dite *artère sternale* chez les Scorpions et sur l'organe glandulaire annexe.

long de la chaîne nerveuse dans la région céphalothoracique et préabdominale. Une coupe transversale comprenant la chaîne nerveuse montre, selon la description de Houssay, une lacune périnerveuse envoyant des prolongements ramifiés dans chaque masse qu'elle divise en nodules arrondis. Ces ramifications débouchent dans la cavité générale. L'ensemble de la glande n'est donc pas entouré d'une membrane continue. La lacune et ses ramifications sont plus ou moins encombrées de globules sanguins.

Chaque nodule est composé par un réseau conjonctif assez serré (Pl. I, fig. 1). Au pourtour du nodule, le réseau est formé de travées assez épaisses qui envoient dans l'intérieur, qu'elles divisent en loges, des cloisons irrégulières et ramifiées. Sur de bonnes préparations on peut souvent observer des noyaux dans les travées qui limitent les nodules (Pl. I, fig. 1, *st.*). Ce réseau est donc de nature cellulaire. Les travées ne sont pas compactes, mais semblent formées de lamelles anastomosées. De sorte qu'on doit considérer les cellules qui constituent ce stroma comme des cellules de Leydig de troisième ordre (des auteurs allemands). On sait que ce sont des cellules de Leydig dont le corps cytoplasmique s'est condensé sous forme de lames et de travées anastomosées.

Dans chacune des cases du réseau il existe une ou quelquefois deux cellules. Ce sont des leucocytes au stade I, qui semblent posséder une membrane. Il n'en est rien, ce sont simplement de fines travées du réseau. Ces éléments sont assez petits, et possèdent un volumineux noyau. Ce sont les éléments germinatifs de Cuénot. Les plus grands d'entre eux représentent sans doute les éléments phagocytaires. Enfin on trouve parfois au centre d'un nodule un ou plusieurs leucocytes granulés et souvent des cellules sphéruleuses (Pl. I, fig. 1, *c. sp.*). Ces deux espèces d'éléments étaient uniformément décrits par Cuénot sous le nom de cellules à grains acidophiles.

Les cellules granuleuses et les cellules sphéruleuses ne sont pas, comme le pense Cuénot, développés sur place. Dans un *Buthus occitanus* Amor., où les leucocytes granuleux en voie de développement étaient très abondants, j'aurais dû trouver tous les stades de ce développement dans la glande de Blanchard et

même en grande quantité. Il n'en était rien. Les leucocytes granuleux et les cellules sphéruleuses logés dans les nodules sont d'*importation sanguine*.

Quant à ceux qui remplissent la lacune, ils n'appartiennent évidemment pas à la glande.

Les seules véritables cellules propres de la glande de Blanchard sont donc les éléments germinatifs de Cuénot ou leucocytes au stade I.

Ils me paraissent en effet être parfaitement identiques aux leucocytes les plus jeunes du sang (stade I). Il semble que ce soit l'avis de Cuénot (1897).

Cet organe est-il lymphogène? D'après Cuénot les cellules germinatives (leucocytes stade I) se multiplient par mitose. Dans ces conditions on doit considérer la glande de Blanchard comme lymphogène, et je ne vois pas pourquoi Cuénot conclut différemment. Pour mon compte personnel, je n'ai jamais rencontré la moindre karyokinèse; j'ai examiné cependant une vingtaine de pièces. Je n'ai pas non plus vu de divisions directes. A m'en tenir à mes simples observations je ne saurais conclure qu'à l'absence du rôle lymphogène. Cependant il est fort possible que les mitoses apparaissent par poussées rares et espacées. Aussi je ne serais nullement étonné si l'on venait à constater que dans certaines conditions les mitoses apparaissent en grand nombre, comme cela se produit chez les Crustacés. Je suis extrêmement disposé à croire que la glande de Blanchard est un organe lymphogène, dont je n'ai pu observer le fonctionnement.

En résumé, les leucocytes des Scorpions subissent l'évolution habituelle. D'abord petits et hyalins (stade I), ils s'accroissent de taille (stade II), et se chargent enfin de granulations. Les granulations sont bacilliformes à l'état frais et amphophiles avec fortes affinités acidophiles. Comme pour les Crustacés, elles sont beaucoup plus basophiles à l'état jeune.

Le tissu conjonctif des Scorpions renferme des cellules sphéruleuses qui peuvent assez facilement passer en grande abondance dans la circulation. Leurs sphérules sont amphi-basophiles. Elles sont phagocytaires et peut-être aussi excrétrices (Bruntz).

La glande de Blanchard possède tous les caractères structuraux d'un organe lymphogène, mais je n'y ai jamais vu ni karyokinèse, ni divisions directes.

ARANÉIDES.

Historique. – Le sang des Aranéides a été très peu étudié. Wagner (1887, 1888) en donne le premier une description acceptable. Il distingue quatre espèces différentes d'éléments. 1° Des *cellules colorées* en forme de *lames rondes* capables d'émettre de nombreux pseudopodes allongés et pointus. L'auteur figure de nombreuses granulations dans le corps protoplasmique de ces éléments, ce qui permet de les identifier avec les *leucocytes granuleux* que nous étudierons plus loin, et qui ont en effet une vague teinte bleuâtre;

2° Des *cellules amiboïdes* à pseudopodes courts, lobés et peu nombreux qui correspondent à nos *leucocytes hyalins*, *stade I et II*;

3° Des *cellules sphériques* contenant une grande vacuole. Wagner aurait observé, mais sa description et ses figures ne sont pas très démonstratives, la division de ces cellules. Le noyau se diviserait le premier (directement?), ensuite ce serait le tour de la vacuole; la fragmentation du protoplasma suivrait. Il décrit la transformation des cellules colorées en cellules sphériques; il aurait pu observer ce phénomène *in vitro*. Mais Wagner dit ailleurs, ce qui ne laisse pas d'être contradictoire avec ce qui précède, que les cellules sphériques doivent être considérées comme l'état provisoire des autres éléments sanguins;

4° Enfin des *ballons* qui ne sont vraisemblablement que des éléments du tissu adipeux, comme nous le verrons plus loin.

Chez l'adulte normal, il y aurait : cellules amiboïdes 60 p. 100, cellules colorées 25 p. 100, sphères 4 p. 100, ballons 1 p. 100.

Cattaneo (1889) décrit avec quelques détails les éléments sanguins des Araignées sans apporter rien de nouveau, sinon au sujet des pseudopodes.

Cuénot (1891) a revu les faits avancés par Wagner mais les décrit un peu différemment. Il signale explicitement les gra-

nulations qui bourrent les cellules colorées. Les sphères sont désignées sous le nom de vésicules; elles renferment parfois, mais logées en plein protoplasma, des prismes cristallins allongés, de nature protéique. Ces vésicules seraient plus ou moins amiboïdes et pourraient se déplacer par reptation sans émission de pseudopodes.

Cuénot a recherché vainement un organe lymphogène (1897). Il admet que la reproduction des globules se fait par division des éléments libres du sang.

Kowalevsky (1893) avait sommairement étudié la phagocytose chez les Araignées. Il n'avait pas rencontré d'organe phagocytaire défini. L'élimination des particules étrangères à l'organisme se fait par l'intermédiaire des globules circulants.

Observations. — Espèces étudiées : *Lycosa radiata* Latr., *Tegenaria atrica* L., *Tegenaria parietina* L., *Teutana grossa* C. K., *Epeira diadema* Clerk., *Argiope bruennichi* Sel., *Eresus niger* Pet. Toutes ces espèces appartiennent au groupe des Dipneumones. A mon grand regret, je n'ai pu me procurer de représentants de la famille des Tétrapneumones.

Évolution des globules sanguins. — 1° *Leucocytes hyalins, stades I et II.* — Ces cellules mesurant de 8 à 12 μ . Le noyau, qui atteint 6 à 7 μ , a tous les caractères d'un noyau jeune (Pl. I, fig. 31, 37). Il est sphérique et renferme une vingtaine de karyosomes étoilés assez gros, très régulièrement disposés. La couche protoplasmique, d'épaisseur variable, 2 μ à 6 μ , est entièrement hyaline ou très finement granuleuse. Dans la plupart des individus on ne rencontre pas de karyokinèses dans le sang. Quand elles existent elles sont toujours fort nombreuses (Pl. I, fig. 36, 38, 39). Les 9/10 s'observent dans les plus petits leucocytes (stade I).

Il n'y a pas chez les Araignées de différence sensible entre la structure du noyau des leucocytes hyalins aux stades I et II. La distinction des deux stades ne repose que sur la dimension et aussi sur la faculté de se diviser par karyokinèse qui est plus développée chez les premiers. Jamais le noyau du leucocyte hyalin stade II ne prend l'apparence polymorphe.

2° *Cellules vacuolaires* (Pl. I, fig. 40). — Nous désignons sous ce nom les vacuoles de Cuénot, les sphères de Wagner.

Ces éléments, assez grands, mesurent $12\ \mu$ à $18\ \mu$. Le noyau est sphérique et ressemble de très près à celui des cellules hyalines, mais il est notablement plus grand. Le protoplasma, assez grossièrement granuleux et quelque peu basophile, est remarquable par l'existence d'une ou quelquefois de deux grandes vacuoles. Ces vacuoles sont absolument hyalines. Je n'y ai jamais observé d'inclusions. Je suis incapable de risquer la moindre hypothèse sur la signification de cette disposition. Les cellules vacuolaires dérivent directement des leucocytes hyalins. Déjà, nous avons signalé l'identité de structure du noyau. On peut trouver tous les intermédiaires. La couche protoplasmique s'accroît, devient de plus en plus granuleuse et basophile, une vacuole y apparaît qui augmente graduellement de volume. Le noyau accroît sensiblement son diamètre.

On y trouve parfois des karyokinèses.

3° *Leucocytes granuleux* (Pl. I, fig. 41, 44). — Ce sont les plus nombreux. Ils sont plus ou moins ovales et mesurent de 10 à $12\ \mu$ sur 15 à $20\ \mu$. Le noyau, relativement petit, est un peu ratatiné, ovale ou réniforme ou même complètement divisé en deux moitiés restées accolées; autrement dit, il prend parfois l'apparence d'un noyau polymorphe. Il renferme de douze à quinze karyosomes qui paraissent parfois être aplatis contre la membrane nucléaire. Le protoplasma est entièrement rempli d'innombrables granulations régulièrement distribuées.

Ces cellules dérivent directement des leucocytes au stade II. On peut observer tous les passages entre les deux espèces. Quelques granulations apparaissent dans le protoplasma, elles augmentent peu à peu de nombre à mesure que le protoplasma s'accroît et que le noyau se modifie.

Ces cellules peuvent aussi se multiplier par elles-mêmes, mais dans une très faible proportion. Dans des individus où le sang est en voie de régénération très active, 2 ou 3 p. 100 de karyokinèses se rencontrent dans ces éléments granuleux (Pl. I, fig. 42). Ces leucocytes granulés en division sont infiniment moins nombreux que les cellules intermédiaires entre les hyalins et les granulés.

Après l'examen de coupes sériées pratiquées dans *Lycosa radiata* Latr. et *Tegenaria parietina* L., je ne puis conclure qu'à

l'absence complète de tout organe lymphogène. L'évolution des globules sanguins des Araignées peut donc se résumer de la façon suivante : Les leucocytes hyalins stade I représentent les éléments jeunes qui par leurs divisions mitotiques répétées remplacent les globules qui disparaissent. Les leucocytes hyalins, stade II d'une part, et les leucocytes vacuolaires de l'autre en dérivent par transformation directe.

Je n'ai jamais observé de formes intermédiaires entre les vacuolaires et les granulés.

Propriétés chromatiques des granulations. — Les quelques types que j'ai étudiés m'ont montré une variabilité analogue à celle que nous avons rencontrée chez des Crustacés.

Tegenaria parietina L., possède des granulations amphophiles qui ont une tendance marquée à la basophilie. Le triacide leur donne une teinte bleuâtre ; le mélange C. les colore en brun ; l'Unna, le Dahlia, le bleu de méthylène, le vert de méthyle les colorent nettement et énergiquement. La coloration est fort résistante à l'alcool. Les teintures acides prennent moins facilement ; l'orange n'a pas d'électivité marquée. Dans les colorations successives on obtient des teintes variables selon la durée de la décoloration à l'alcool.

Dans toutes les autres espèces étudiées, les granulations sont également amphophiles, mais elles se rapprochent, à des degrés divers, d'une acidophilie plus ou moins parfaite.

Dans *Eresus niger* Pet. les granulations absorbent avec une égale intensité les teintures acides ou basiques ; on observe donc de l'amphophilie pure. Dans *Teutana grossa* C. K. l'acidophilie est beaucoup plus marquée, et elle devient presque parfaite avec *Lycosa radiata* Latr. dont les granulations se colorent cependant assez bien par l'Unna et le bleu de toluidine. La teinture résiste à l'alcool.

Le développement de ces granulations s'accompagne-t-il de modifications dans les affinités chromatiques ? J'ai tendance à le croire, mais je ne saurais l'affirmer d'une manière absolue.

Modifications en rapport avec la mue. — Wagner (1888), dans un travail d'ensemble, signale des modifications qui se pro-

duisent au moment de la mue dans la composition morphologique et même chimique du sang des Araignées.

Wagner signale, et j'ai refait la même observation, que le sang devient, au moment de la mue, blanchâtre, trouble et gluant au toucher. En réalité, il devient beaucoup plus rapidement coagulable qu'à l'état normal. Il se prend presque instantanément au sortir de l'organisme en une gelée gluante qui adhère à la lame de verre. Les réactifs fixateurs histologiques habituels donnent un précipité beaucoup plus abondant et plus opaque qu'à l'ordinaire. Il est donc bien évident, qu'à l'époque de la mue, le sang subit une modification dans sa composition chimique, qui consiste peut-être en un enrichissement en substances albuminoïdes. Mais nous ne saurions rien dire de plus.

Wagner étudie longuement les modifications dans la composition histologique du sang. D'après lui, la proportion de chacune des espèces cellulaires se modifie rapidement. Au moment précis de la mue il y a jusqu'à 90 p. 100 de *sphères*. Les autres espèces diminuent en proportion. Après l'achèvement de la mue les rapports normaux se rétablissent. Le nombre des *sphères* baisse peu à peu, tandis que les *cellules amiboïdes* et *colorées* reparaissent. Pendant deux à trois jours on observe beaucoup de *sphères* à deux noyaux.

Sans s'expliquer clairement, Wagner laisse entendre que la plupart des cellules amiboïdes et des cellules colorées ont subi au moment de la mue une transformation en sphères et que, dans les quelques jours qui suivent, ces sphères se multiplient et reprennent leur aspect de cellules colorées ou amiboïdes. La sphère serait donc une forme cellulaire spéciale correspondant à la période de multiplication des leucocytes. Cette forme serait particulièrement abondante au moment de la mue.

J'ai pu examiner le sang de quatre *Tegenaria atrica* L. qui ont mué le même jour dans mes flacons.

Les cellules hyalines et granulées sont encore très abondantes et ne paraissent pas avoir subi de modifications. Mais on trouve en outre un très grand nombre de cellules qu'on peut considérer comme étant les sphères de Wagner. Elles sont sphériques,

mesurent de 15-18 μ , possèdent une membrane fort nette et un noyau sphérique de 4-5 μ . Le protoplasma renferme un assez grand nombre de granulations sphériques colorées en noir après l'action de l'acide osmique. Dans le sang fixé au Zenker elles ont disparu. Ce sont évidemment des gouttelettes de graisse.

Que représentent ces cellules? Elles sont trop différentes des sphères normales du sang, c'est-à-dire de nos *cellules vacuolaires* pour qu'on puisse admettre que ce sont deux états différents d'un même élément, d'autant plus que je n'ai pas trouvé de termes de passage. Il en résulte que Wagner confond sous le nom de sphères deux espèces cellulaires différentes. Fait remarquable, ces cellules sont fréquemment associées par deux ou trois et forment même de véritables plaques. On a l'impression d'un tissu incomplètement dissocié (fig. 14, p. 123).

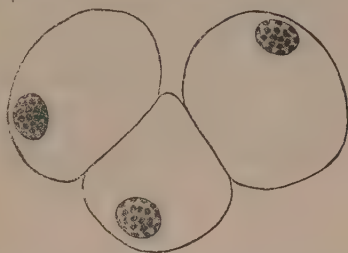


Fig. 14. — *Tegenaria atrica* L. — Trois néphrocytes mis en liberté au moment de la mue.

Je crois pouvoir affirmer qu'il se produit en effet au moment de la mue une dissociation du tissu de néphrocytes. Kowalevsky (1892), puis Bruntz (1904) ont en effet montré qu'il existe dans le céphalothorax des Aranéides des amas de cellules qui excrètent le carminate d'ammoniaque injecté dans la cavité générale. En raison de ce fait, ces éléments ont reçu le nom de néphrocytes.

Si l'on s'en tenait aux descriptions des auteurs, l'identité des sphères et des néphrocytes serait douteuse. Kowalevsky indique la présence de granulations graisseuses. Bruntz nie leur nature adipeuse et les considère comme des globules d'excrétion. Enfin, Kowalevsky figure et Bruntz décrit explicitement deux noyaux dans chaque cellule. Nos sphères n'en possèdent qu'un seul.

Ces deux caractères différentiels n'ont rien d'absolu.

On peut parfaitement observer des globules de graisse dans les néphrocytes de la Tégénarie fixés au moyen d'un liquide osmique. Après le liquide de Zenker ils ont disparu. Les granu-

lations d'excrétion (?) sont tout aussi inconstantes. Très souvent, et ceci s'applique non seulement à *Tegenaria atrica* L., mais encore à *Lycosa radiata*, le protoplasma des néphrocytes est complètement vide.

Quant aux deux noyaux, ils existent incontestablement dans un assez grand nombre de cellules. Mais il est non moins incontestable que beaucoup d'entre elles n'en renferment qu'un. D'autres, comme le signale Bruntz, en possèdent jusqu'à quatre. Ces cellules sont parfois isolées, la plupart sont réunies en petits nodules de deux à huit éléments ayant manifestement la même origine. Souvent j'ai cru voir trois ou quatre noyaux dans une cellule. Un examen plus attentif m'a fait constater la présence de membranes intercellulaires. Je crois donc en résumé que les nodules de néphrocytes se forment par division d'un élément d'abord uninucléé ; l'apparition des membranes cellulaires n'ayant lieu qu'un certain temps après la division nucléaire.

L'élément originaire pourrait être le leucocyte hyalin, les divisions nucléaires semblent se faire directement, autant du moins qu'on peut l'affirmer en matière de divisions directes au sujet desquelles on est exposé à se tromper étrangement.

Dès lors, la forme cellulaire binucléée ne serait qu'un stade évolutif des néphrocytes, dont le stade terminal est un nodule de plusieurs cellules uninucléées.

Or nous avons rencontré dans le sang de *Tegenaria atrica* L., des amas de trois ou quatre sphères. Nous concluons donc : au moment de la mue, les néphrocytes se dissocient et passent dans la circulation générale.

Ces néphrocytes sont, par leur fonction excrétrice, comparables aux cellules sphéruleuses des Crustacés qui, elles aussi, passent accidentellement dans la circulation, en dehors d'ailleurs des époques d'exuviation.

En résumé, le sang des Aranéides contient donc quatre sortes d'éléments : 1° des leucocytes hyalins dépourvus de granulations stades I et II ; 2° des cellules vacuolaires ; 3° des leucocytes granulés à réaction amphophile avec tendance, tantôt vers la basophilie, tantôt vers l'acidophilie. La multiplication se fait

principalement par division indirecte des leucocytes au stade I, mais chaque forme cellulaire conserve la faculté de se diviser indirectement. Les cellules vacuolaires dérivent des leucocytes au stade II par simple apparition d'une vacuole dans le corps cytoplasmique de ces éléments. Au moment de la mue, les néphrocytes, habituellement associés en tissu, se séparent et passent dans la circulation.

C. — Myriapodes.

Le sang et les organes lymphoïdes des Myriapodes ont déjà été l'objet d'études détaillées. Il reste à résoudre cependant un certain nombre de questions importantes, que, faute de matériel suffisant, nous n'avons pu étudier suffisamment. A notre grand regret, nous devons donc être fort bref.

CHILOPODES.

Duboscq (1899), après Cattaneo (1889) et Cuénot (1891 *a*), étudie les leucocytes des Chilopodes, spécialement chez *Scolopendra cingulata* Latr. Il décrit les espèces cellulaires suivantes : 1° des *lymphocytes*, petits éléments peu nombreux à protoplasma toujours dépourvu de granulations ; 2° des éléments plus volumineux, et granuleux, beaucoup plus abondants que les précédents. Les amitoses et surtout les mitoses ne sont pas rares dans le sang circulant. On les observe *seulement* dans les globules les plus gros (ceux de la seconde catégorie) ou de taille moyenne, mais non dans les lymphocytes. La mitose fournit donc des globules de taille moyenne. Les lymphocytes dériveraient des corpuscules de Kowalevsky.

Kowalevsky (1894-1895) avait en effet décelé dans le tissu conjonctif, non péricardial de la Scolopendre, la présence de petits corpuscules excréant l'encre de Chine, les bactéries, le carminate d'ammoniaque injectés dans la cavité générale. Ce sont vraisemblablement des organes semblables que Herbst (1892) avait décrits chez *Scutigera* sous le nom de glandes indéterminées. Chacun de ces corpuscules constitue, d'après Duboscq, la terminaison d'une branche artérielle issue des

vaisseaux latéro-dorsaux ou latéro-ventraux. Ces organes sont formés d'une trame syncytiale parsemée de noyaux où l'on peut observer de nombreuses figures de division indirecte. Beaucoup de ces noyaux sont en voie de dégénérescence chromatolytique. Dans les mailles de la trame se trouvent des lymphocytes et parfois quelques leucocytes granulés. Les lymphocytes prennent naissance par condensation protoplasmique autour de certains noyaux. Duboscq pense donc, sans pouvoir l'affirmer d'une manière péremptoire, que les corpuscules de Kowalevsky sont les organes formateurs de lymphocytes.

D'autre part, Duboscq ne s'explique pas bien sur le fait de savoir s'il y a lieu d'établir une filiation entre les lymphocytes et les cellules granulées. Dans le cas où cette filiation n'existerait pas, on devrait donc distinguer deux séries leucocytaires indépendantes, quant à leur origine : la série lymphocytaire dont le lieu d'origine serait les corpuscules de Kowalevsky et la série des cellules volumineuses et granulées qui se multiplieraient par mitose dans le sang circulant. Au total, nous sommes amenés à résoudre une question identique à celle qui est débattue au sujet des Vertébrés entre l'école d'Ehrlich et les partisans de l'origine monophylétique des leucocytes.

Je poserai le problème sans le résoudre. J'ajouterai seulement qu'ayant examiné le sang d'une unique Scolopendre, j'ai rencontré un assez grand nombre de cellules qui m'ont paru être intermédiaires entre les lymphocytes et les cellules granulées. Je ne saurais davantage affirmer que les lymphocytes se forment bien dans les corpuscules de Kowalevsky.

Cuénot (1891 *a*) a remarqué et dessiné les granulations leucocytaires, Duboscq (1899) en a fait l'analyse chromatique. Elles se colorent en jaune par l'iode, prennent très bien la fuchsine acide et les autres couleurs acides. Mais elles se colorent assez difficilement par l'éosine. Elles semblent aussi pouvoir se colorer par l'hématoxyline au fer. Les granulations de la Scolopendre semblent donc bien se rapprocher des α d'Ehrlich. Duboscq les qualifie sans hésiter d'acidophiles. Les quelques préparations que j'ai pu faire m'ont montré que tout cela est exact. A l'inverse de Duboscq, je n'ai pas éprouvé de difficulté spéciale à faire prendre l'éosine.

Fait intéressant : la thionine met en évidence, d'après Duboscq, une rangée plus ou moins complète de grains basophiles péri-nucléaires. Le bleu de méthylène en fait apparaître plusieurs rangées concentriques. Je n'ai pas vérifié ces deux faits sur le matériel plus que restreint dont je disposais. Ils n'ont rien que de très plausible. Ici encore nous retrouverions les granulations hétérochromatiques qui sont si fréquentes ailleurs.

DIPLOPODES.

Historique. — Bruntz (1906) étudie les globules sanguins de *Glomeris*. Il décrit trois espèces de cellules : 1° De petits globules (7-8 μ) peu nombreux possédant un gros noyau, un protoplasma finement granuleux mais dépourvu de granulations hématologiques. Ces cellules ont des caractères de jeunesse et sont la souche des suivantes ;

2° Des éléments plus volumineux, 20 μ , beaucoup plus nombreux, amiboïdes et phagocytaires, au moins à une certaine période de leur existence à protoplasma bourré de granulations *acidophiles* ;

3° Des éléments peu nombreux intermédiaires entre les précédents. On rencontre parfois aussi des formes de dégénérescence des globules granulés. Ces globules granulés des Diplopodes avaient été vus par Cattaneo (1889), Cuénot (1891 a) et Duboscq (1899).

Il n'y a pas d'organe globuligène. On ne rencontre pas de divisions dans le sang. Comment donc se reproduisent les globules du *Glomeris*? D'après Duboscq (in Bruntz, 1906) une technique spéciale permet de constater la présence de quelques karyokinèses dans le sang circulant.

Technique. — Tous les auteurs qui se sont occupés du sang des Diplopodes se sont plaints de la difficulté qu'on éprouve à se procurer du sang, notamment chez les *Iules*.

J'ai étudié uniquement *Schizophyllum mediterraneum* Latz. Pour se procurer du sang, il faut saisir l'animal entre les doigts et pratiquer au moyen de la pointe d'un scalpel un petit trou dans les téguments durs et calcifiés, sur la ligne médiane dorsale, de manière à blesser la région cardiaque. En télescopant

les anneaux, on fait jaillir une petite goutte de sang qui peut servir à faire deux préparations. Le tissu adipeux bouche souvent la petite blessure. Dans ce cas on recommence l'opération un peu plus loin. J'ai pu faire jusqu'à dix préparations avec des individus de 5 à 6 centimètres de long.

Le sang est fixé au liquide de Zenker, si l'on veut étudier les granulations. Ce réactif contracte le noyau de telle sorte que les karyosomes périphériques font saillie, disposition déjà indiquée par Duboscq (1899). Pour l'étude du noyau et la recherche des divisions on utilise le Flemming ou le Lindsay. Ces réactifs dissolvent assez souvent les granulations, surtout quand leur action est prolongée.

Observations. — La description de Bruntz pour *Glomeris* s'applique à *Schizophyllum mediterraneum* Latz. J'ai trouvé :

1° Des leucocytes hyalins, stades I et II peu nombreux, mesurant de 4 à 7 μ . Le noyau mesure 3,5 μ . Il a tous les caractères d'un noyau jeune ;

2° Des éléments granulés très nombreux de 9 à 10 μ ; noyau 4 à 5 μ (Pl. II, fig. 30, 31) ;

3° Des formes intermédiaires peu abondantes. Je n'ai pas vu d'éléments granulés en dégénérescence.

Granulations. — D'après Bruntz, les granulations de *Glomeris* sont acidophiles, car elles prennent une teinte rose avec l'éosine après fixation par la chaleur, une teinte rouge avec la fuchsine acide après le Flemming, et une teinte verte par le vert lumière après le sublimé. Ces réactions sont évidemment insuffisantes pour permettre de conclure. D'ailleurs, après fixation dans le liquide de Duboscq et coloration à la thionine phéniquée, on aperçoit dans le corps cellulaire quelques grains métachromatiques. Cette observation rappelle celle de Duboscq chez la Scolopendre. Les granulations se colorent en général assez bien par les couleurs acides. La thionine et le bleu de méthylène font néanmoins apparaître autour du noyau des cercles de granulations basophiles.

Les granulations de *Schizophyllum mediterraneum* Latz. sont nettement acidophiles. Elles se colorent facilement par toutes les teintures acides sans exception, et refusent les basiques. Le triacide leur donne la teinte rouge vif cuivrée caractéristique.

Je n'ai pas vu les granulations basophiles décrites par Duboscq et Bruntz, soit qu'elles n'existent pas chez l'espèce que j'ai étudiée, soit qu'elles n'apparaissent que dans des conditions déterminées (Voy. *Crustacés*).

Reproduction. — D'après Bruntz, il n'y a pas d'organe lymphogène chez les Diplopodes en général. Je n'en ai pas trouvé davantage dans le cas particulier de *Schizophyllum mediterraneum* Latz. Les organes phagocytaires découverts et décrits par Bruntz où l'on aurait pu, peut-être, trouver l'origine des leucocytes, sont formés de cellules plus volumineuses, bien différentes des leucocytes hyalins souche des autres éléments sanguins. Je dois même signaler au sujet de ces organes qu'ils m'ont paru être très inégalement développés selon les individus sans que j'aie pu en deviner la raison. Enfin, je n'ai jamais rencontré une seule division, soit directe, soit indirecte, dans les éléments du sang circulant, bien que j'aie examiné une vingtaine d'individus. J'ignore donc totalement par quelles voies se fait le remplacement des leucocytes.

D. — Insectes.

Historique. — Vus sans doute pour la première fois par Newport (1843), les globules du sang des Insectes ont été étudiés pour la première fois par Graber (1871). Cet auteur les examine dans un grand nombre d'espèces appartenant à tous les groupes, décrit leur forme et leurs dimensions habituelles, observe le noyau et la présence de granulations hématologiques qu'il prend d'ailleurs pour des gouttelettes de graisse. Ils sont sommairement étudiés ensuite par Cattaneo (1889) et par Cuénot (1891 *a*) qui apportent peu de données nouvelles. La première étude importante est de Cuénot (1893) et intéresse uniquement les Orthoptères.

L'auteur a bien distingué les diverses espèces leucocytaires et bien saisi le sens de leur évolution. Les plus jeunes *amibocytes* sont des cellules de petite taille, pauvres en protoplasma, non phagocytaires. On y observe de fréquentes mitoses. La cellule grandit par accroissement protoplasmique. Les mitoses cessent et sont remplacées par des divisions directes d'ailleurs peu

nombreuses. Ces éléments se chargent enfin de granulations acidophiles. Ces formations, fréquemment bactériiformes, se colorent facilement, au moins chez les Grillons, après action de HgCl_2 acétique, par l'acide picrique, la fuchsine acide, l'éosine, l'orange G, l'indigo-carmin, mais restent incolores dans le vert de méthyle, la safranine, et le kristall-violet ; elles seraient donc acidophiles. Les formes leucocytaires dégénérées ne sont pas rares, et se caractérisent par la fonte et la disparition des granulations, la contraction du noyau qui devient très colorable, et sa fragmentation en un certain nombre de petites boules. Les globules du sang des Insectes sont d'actifs phagocytes, au moins les cellules à protoplasma abondant et dépourvu de granulations.

Observations. — Les diverses catégories de leucocytes décrites par Cuénot existent chez tous les Insectes (sauf les granulés), excepté bien entendu chez ceux qui sont dépourvus de globules sanguins, comme beaucoup de Diptères. L'évolution générale de ces éléments est partout la même : elle va du jeune leucocyte hyalin à gros noyau et à faible cytoplasma (stade I) au leucocyte à protoplasma abondant (stade II) qui se transforme finalement en cellule granulée, quand cette dernière existe (Pl. II, fig. 41-44).

Les leucocytes non granulés à cytoplasma abondant montrent très fréquemment des noyaux doubles ou simplement étirés. D'après Cuénot, ces éléments peuvent se multiplier par division directe. Je ne crois pas que ce soit là la véritable interprétation. En effet, j'ai retrouvé ces noyaux doubles dans tous les Insectes que j'ai étudiés et je les ai particulièrement examinés dans *Æschna* (larve). Je n'ai jamais vu la division protoplasmique. Je crois que cette fragmentation nucléaire constitue un nouvel exemple d'un phénomène très général que nous avons déjà maintes fois observé : Au terme de leur évolution, les noyaux des leucocytes se déforment et s'allongent, se fragmentent même en plusieurs masses sans que la division protoplasmique s'ensuive nécessairement.

Ces cellules à granulations n'existent pas toujours. Les Orthoptères (Cuénot), les Pseudonévroptères, parmi lesquels j'ai examiné *Libellula depressa* L., *Æschna* sp. (3 espèces de larves) en possédant toujours. Parmi les Névroptères, les Phryganes

(larves) en possèdent également toujours, quoique en faible quantité. Mais les Coléoptères, les Lépidoptères, les Hyménoptères, les Diptères en sont totalement dépourvus à toute époque de leur existence.

D'après Cuénot (1895), les granulations des Orthoptères sont acidophiles. C'est exact en effet pour les Blattes et les Acridiens.

Mais, dans *Mantis religiosa* on trouve de belles granulations qui se colorent en violacé par le triacide et retiennent aussi l'Unna, et le bleu de toluidine, avec peu d'énergie toutefois. Ce sont donc des amphophiles, au moins dans une certaine mesure. L'amphophilie est plus marquée dans les granulations des larves d'*Æschna* ou de *Libellula depressa* L. car la coloration par l'Unna et le bleu de toluidine est très résistante aux agents décolorants. Cuénot décrit dans des cellules granulées, des phénomènes de dégénérescence qui se caractérisent notamment par une condensation du noyau qui devient très chromatophile et qui se fragmente enfin en un certain nombre de boules colorables. On a donc affaire à une pyknose suivie de karyorhexie (et non, comme le dit Cuénot, à une karyolyse). Cette description est très exacte. Mais cette régression n'atteint pas seulement les cellules granulées. Je l'ai observée dans toutes les formes leucocytaires. Dans une nymphe d'*Æschna* qui contenait un assez grand nombre de jeunes leucocytes en voie de mitose, on pouvait observer un grand nombre de noyaux pyknotiques appartenant précisément à ces jeunes leucocytes en multiplication. C'est ce phénomène normal et général, que nous avons souvent rencontré dans les organes lymphogènes, précisément quand ils sont en voie de prolifération active.

Comme il était à prévoir, il existe quelques différences dans la composition du sang entre les larves et les adultes. Chez les Orthoptères que j'ai examinés, cependant, aucune modification ne suit l'apparition définitive des ailes. Chez ces animaux en effet la métamorphose est extrêmement progressive. La vie imaginaire fait suite sans hiatus à la vie nymphale et larvaire. Elle n'en est que la continuation. Déjà, il n'en est plus de même chez *Æschna*. La métamorphose est un peu plus accentuée que chez les Orthoptères, le mode de vie et l'habitat de la larve et de la nymphe étant différents de ceux de l'adulte. Les larves sont

abondamment pourvues de granulations, les adultes (*Æschna cyanea*) n'en ont que fort peu ou pas du tout (1).

Il était tout indiqué d'étudier le mécanisme de la disparition des granulations. A mon grand regret, je n'ai rien pu éclaircir de ce sujet intéressant. Chez les Orthoptères également il aurait été désirable de rechercher les modifications possibles du nombre des leucocytes granulés pendant tout le cours de la vie. Malheureusement il est souvent difficile d'extraire du sang aux Insectes, et on ne peut répondre d'opérer toujours dans des conditions comparables. Toute numération devient alors parfaitement illusoire.

Nous avons vu au sujet des Crustacés que les granulations hématologiques doivent être considérées comme des produits de réserve. Je ne pense pas, malgré l'absence de preuves directes, qu'il n'en soit pas de même chez les Insectes.

D'ailleurs, il existe d'autres granulations albuminoïdes logées dans les cellules du corps adipeux qui sont considérées unanimement comme des substances de réserve. Habituellement, ces réserves disparaissent au moment de la métamorphose. Le fait que les granulations leucocytaires n'ont pas disparu chez l'adulte des Orthoptères ne peut être interprété contre notre hypothèse, car, chez ces animaux, le tissu adipeux conserve des globes albuminoïdes pendant toute la vie.

MULTIPLICATION DES LEUCOCYTES. — ORGANES LYMPHOGENES.

Comme on l'a vu ci-dessus, Cuénot (1895) signale de nombreuses mitoses dans les plus jeunes leucocytes (Pl. II, fig. 42). J'en ai également rencontré dans le sang de tous les Insectes que j'ai examinés (Pl. II, fig. 42). C'est là, pour Cuénot (1895, 1897) presque le seul processus de multiplication leucocytaire. Il existerait aussi de rares amitoses dans les leucocytes non granulés à protoplasma abondant. On a vu plus haut ce que nous en pensions. Si elles existent réellement, elles sont fort exceptionnelles.

A plusieurs reprises on a décrit des organes lymphogènes.

(1) Le sang est d'ailleurs très peu abondant chez les *Æschna* adultes, et les éléments cellulaires y sont assez rares.

Wielowiejski (1886) considérait le tissu péricardial comme faisant partie de son « tissu sanguin », et Balbiani (1886) penche vers cette idée. Kowalevsky (1889) n'y voyait qu'un tissu excréteur. Mais Cuénot (1891 *a*) revient à l'opinion de Wielowiejski; la multiplication cellulaire aurait lieu par division directe. Il abandonne d'ailleurs cette solution (1895) dans son mémoire sur les Orthoptères, puisqu'il admet que la multiplication des leucocytes se fait par mitose des éléments circulants.

Dans ce même travail, Cuénot décrit, après Kowalevsky (1894), des organes phagocytaires chez les Grillons et les Acridiens. Il les retrouve de plus chez les Forficulides. Davidoff (1904) décrit des organes semblables chez certains Grillons tropicaux et chez un Locustide également tropical, *Cleander graniger* Serv. Il n'en existe pas chez les Locustides d'Europe (Cuénot, 1895-1897) non plus que chez les Mantides, les Blattides et (parmi les groupes autres que les Orthoptères, d'après mes propres observations) chez *Hydrophilus piceus* L., *Dytiscus marginalis* L., les larves d'*Æschna*, *Pieris brassicæ*, *Bombyx mori*.

Kulwetz avait cru pouvoir décrire dans les Blattes des organes phagocytaires. Il n'avait eu affaire qu'à des embolies locales de leucocytes surchargés d'encre de Chine (Cuénot 1898), opinion à laquelle s'est rangé (1898) Kulwetz lui-même. Plus récemment, Sussloff (1906) reprend la question. Il nie la réalité de l'organe phagocytaire des Acridiens. D'après lui, les leucocytes ne sont pas fixés dans l'organe. Il existe en ces points un tissu réticulé qui est imprégné de sang où les leucocytes s'arrêtent temporairement, mais où ils ne sont pas réellement fixés. Il n'y aurait donc de véritable organe phagocytaire que chez les Grillons.

La position de ces organes phagocytaires est partout la même. Placés dans l'abdomen, logés dans l'espace péricardique, ils reposent par leur face ventrale sur le septum péricardique, et sont plus ou moins en relation avec les ostioles qu'ils obturent presque complètement chez les Grillons. Il en résulte que le sang doit les traverser pour pénétrer dans le cœur (Cuénot 1895). Davidoff cependant est d'un avis inverse. Pour lui, le sang va du cœur à l'organe.

Les auteurs s'accordent assez bien au sujet de la structure des organes phagocytaires. Il sont formés d'une trame conjonctive

réticulée, dont les mailles sont bourrées de phagocytes. Cuénot a fait remarquer que ces cellules phagocytaires sont identiques aux deux espèces de leucocytes non granulés du sang (stades I et II). Les cellules se multiplient par mitose des plus petites. Les plus grosses sont seules phagocytaires, tout cela comme dans le sang.

Selon Cuénot, et les autres auteurs par leur silence adhérent à cette opinion, ces organes sont uniquement phagocytaires, et sûrement pas lymphogènes.

J'ai sans difficulté retrouvé ces organes chez les Grillons et les Acridiens (*Gryllus campestris* L., *Ædipoda curvicauda* L.). Je n'ai rien à ajouter d'important aux descriptions qui précèdent. La structure de l'organe d'*Ædipoda* est sans doute moins compacte, les cellules sont moins tassées les unes contre les autres que chez les Grillons. Mais je ne vois pas qu'on puisse aller jusqu'à admettre l'opinion de Sussloff. Pour moi, l'organe phagocytaire des Acridiens est bien réel.

Mais, de plus, je crois *positivement* au rôle globuligène de ces organes. La structure est tout à fait celle d'un organe lymphoïde. Les auteurs proclament à l'envi l'identité parfaite des cellules de l'organe avec les leucocytes. On y trouve de nombreuses traces de prolifération cellulaire. Que faut-il de plus? Voir des cellules se détacher? Mais est-ce possible? Et si par quelque hasard nous voyions une cellule en diapédèse paraissant émigrer de l'organe vers la cavité générale, qui nous dirait qu'il ne s'agit pas d'un leucocyte accomplissant le trajet inverse? Ce dernier phénomène se produit d'ailleurs sûrement, car on voit parfois dans le tissu de l'organe qui nous occupe des leucocytes granulés qui viennent évidemment de la cavité générale. Les cellules phagocytaires sont des leucocytes, par conséquent des cellules amiboïdes qui peuvent émigrer partout. Il serait fort étonnant qu'elles ne pussent émigrer hors de leur lieu de formation. Le fait qu'on rencontre des divisions indirectes dans le sang n'est pas un argument contraire à l'idée d'un rôle lymphogène des organes phagocytaires des Insectes. Chez les Crustacés Décapodes où la présence d'un organe globuligène est incontestée, on observe assez souvent des mitoses dans les jeunes éléments libres du sang qui se sont détachés de la glande avant d'avoir épuisé leurs facultés reproductrices.

Les organes phagocytaires des Orthoptères sont donc des organes lymphogènes.

Schäffer (1889) a décrit des organes lymphogènes dans certaines chenilles. Il a trouvé dans le tissu conjonctif de *Hyponomeuta evonymella* des masses syncytiales qui se dissocient sur les bords en cellules ressemblant beaucoup aux leucocytes. Des amas semblables se rencontrent également autour des trachées. Il y en aurait d'analogues dans le tissu conjonctif de *Lyda erythrocephala* (Hyménoptère).

M. Heidenhain (1) (1891) a également signalé, dans le tissu conjonctif de certaines chenilles, des amas lymphogènes distribués depuis le deuxième segment thoracique jusqu'au troisième abdominal. Les mitoses s'y rencontrent fréquemment.

Toutes ces observations demanderaient d'ailleurs à être reprises.

TISSU ADIPEUX. OËNOCYTES.

On pourrait s'étonner de nous voir aborder ici l'étude du tissu adipeux, qui constitue incontestablement un tissu conjonctif fixe. Cependant, les anciens auteurs ont eu une tendance à rassembler sous une même formule les véritables leucocytes et les cellules du corps adipeux. Le tissu sanguin (Blutgewebe) de Vielowiejski (1886), le tissu homéostéatique de Graber (1891) comprennent à la fois le tissu adipeux et les leucocytes. Il est plus que probable que ces deux sortes de cellules ont une origine commune. Dans les larves jeunes ou dans l'embryon on trouve tous les intermédiaires entre elles deux.

Au moment de la métamorphose le corps adipeux se dissocie plus ou moins, comme Weissmann (1864) l'avait déjà constaté (voir pour historique : Pérez 1902, Sémichon 1907).

On peut penser que le phénomène de la métamorphose introduit des conditions particulières. Mais il en est de même dans les Insectes à métamorphoses progressives. Dans les larves âgées d'*Æschna* on trouve très souvent (non d'une manière

(1) *Verh. 10 Intern. med. Congr.*, Bd II, Abth. Anat., I, p. 83, 1891.

constante il est vrai) de nombreuses cellules adipeuses qui nagent en liberté dans le sang. Ces cellules qui renferment

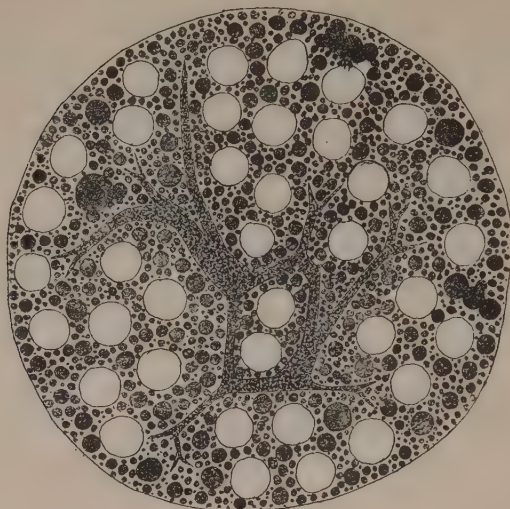


Fig. 15. — *Cynips Kollari* Hartig. — Cellule adipeuse de jeune nymphe.

des globules de graisse et des sphérules albuminoïdes ne sont-elles pas comparables aux cellules adipo-sphéruleuses des Annélides qui ne sont jamais agglomérées en tissu? (Comparez fig. 15, p. 136 et fig. 45 et 72, Pl. I).

Les sphérules albuminoïdes sont acidophiles d'après Pérez, Sémichon, etc. Il n'en est pas toujours ainsi ce-

pendant. Chez les Hyménoptères le fait est exact. Mais dans *Pieris brassicae* (à l'état larvaire) j'ai constaté que, indépendamment des couleurs acides, le Dahlia, l'Unna se fixent bien, quoique faiblement, sur les sphérules albuminoïdes. Il en est de même chez *Æschna*. Chez *Mantis religiosa* L., le triacide donne une teinte violacée, lie de vin, comme s'il s'agissait de neutrophiles. Chez les Acridiens enfin l'amphophilie des sphérules du tissu adipeux est à peu près parfaite, de même que chez les Blattes (*Periplaneta orientalis* L.). Le triacide les colore en violet, l'Unna, le Dahlia, prennent aussi bien que toutes les couleurs acides.

Il n'y a aucune relation entre les réactions chromatiques des leucocytes granuleux et celles du tissu adipeux. Ces sphérules albuminoïdes sont utilisées par l'organisme, soit au cours de la métamorphose (Pérez, 1902), soit un peu plus tard au moment de la formation des produits génitaux (Sémichon, 1907).

Enfin les œnocytes constituent un élément dont la présence dans le sang est à peu près normale. Comme Wielowiejski (1886), qui le premier a distingué et défini ces cellules, l'a montré,

elles ont une disposition métamérique. Berlese (1890-1901), Perez (1902) ont fait d'analogues observations. Ce sont donc, en principe, des cellules fixes.

Cependant, même en dehors de l'époque de la métamorphose, ces œnocytes sont mis en liberté dans le sang. Je les ai constamment rencontrés en abondance dans les larves d'*Æschna* (fig. 16), n'étaient leur grandeur, leur protoplasma sombre et leur noyau, on les pourrait prendre pour des leucocytes. J'en ai souvent trouvé dans *Periplaneta orientalis*, dans *Truxalis* sp. *Ædipoda cærulescens* L., dans la chenille de *Pieris brassicæ* L. Dans les quatre pre-

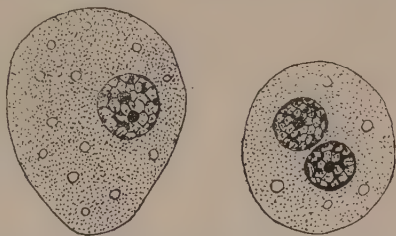


Fig. 16. — *Æschna* sp. — Deux œnocytes de la larve.

miers cas, j'ai pu récolter un peu de sang par section des pattes, évitant ainsi toute lésion susceptible d'introduire dans le liquide des éléments anormaux. Le sang de la chenille a été récolté à la pipette, mais les œnocytes y étaient en si grande abondance qu'il est impossible de supposer qu'ils n'y fussent pas répandus en liberté. Dans tous ces cas, les œnocytes sont toujours reconnaissables à leur taille qui dépasse celle des plus grands leucocytes, à leur contour régulier et à leur noyau nucléolé.

Ces éléments sont assez gros, de taille intermédiaire entre les leucocytes et les cellules adipeuses, leur protoplasma est très acidophile, leur noyau sphérique est nucléolé. Ils sont peu amiboïdes et non phagocytaires. Ils se reproduisent par division directe (Pérez, 1902). Leur rôle est inconnu.

En résumé, le sang des Insectes renferme des leucocytes qui subissent l'évolution habituelle. D'abord pauvres en protoplasme, ils grossissent par accroissement du corps cellulaire. Leur noyau s'étire et se fragmente. Les Orthoptères, les Pseudo-Névroptères possèdent des granulations leucocytaires dont la réaction chromatique varie de l'acidophilie à l'amphophilie.

La dégénérescence des globules usés se fait par pyknose et karyorhexie. La multiplication des leucocytes se produit par mitose répétée des plus jeunes éléments du sang circulant. Il y a de véritables organes lymphogènes chez certains Orthoptères et peut-être aussi dans les larves de Lépidoptères. Accessoirement, des cellules du corps adipeux et des œnocytes peuvent être mis en liberté dans le sang.

CHAPITRE IV

VERS

A. — Polychètes.

Les Polychètes présentent une certaine variabilité dans la constitution histologique de leur liquide cavitairé (nous ne nous sommes pas occupé du sang proprement dit). Tous possèdent des leucocytes, d'autres possèdent en outre des hématies véritables, d'autres enfin possèdent des cellules qui ne rentrent dans aucune de ces deux catégories et qui se rapprocheraient plutôt des cellules adipeuses des Insectes. Dans ce chapitre, j'étudierai d'abord l'ensemble des Annélides ; puis j'examinerai spécialement les Glycériens qui possèdent des caractères quelque peu spéciaux et dont j'ai fait une étude plus complète.

LIQUIDE CÉLOMIQUE.

Historique. — Les anciens auteurs, de Quatrefages, Claparède, Ehlers, etc. ont tous examiné le contenu cavitairé des Annélides. Ils y ont vu une grande diversité de formes cellulaires. Outre des produits génitaux à tous les stades du développement, des parasites très divers, des cellules détachées de la paroi péritonéale (chloragogènes), des soies, ils y ont trouvé des cellules qu'ils ont considérées comme plus ou moins analogues aux globules blancs des Vertébrés.

C'est Kükenthal (1885) qui, pour la première fois, débrouille cette question compliquée. D'après lui, les véritables leucocytes sont des cellules de forme variable, parfois ami-

boïdes, et très souvent allongées et fusiformes. Il note leur tendance à s'agglomérer en amas volumineux. Il constate que certaines cellules chargées de granulations, qui nagent dans le liquide cavitaires, sont identiques aux éléments qui recouvrent la surface péritonéale de l'intestin, certains vaisseaux, etc. Ce sont des *chloragogènes* (le mot est postérieur à Kükenenthal), qu'il considère comme de vrais amibocytes fixés secondairement à la paroi de l'intestin, alors qu'il s'agit, au contraire, de cellules normalement fixées et détachées accidentellement. Il voit et décrit sommairement la plupart des éléments que nous signalerons plus loin, et il recherche les glandes lymphogènes.

Cuénot (1891 *a*), dont le travail porte sur un assez grand nombre d'espèces, décrit les choses à peu près de la même façon : il signale la présence très fréquente de granulations d'excrétion dans les leucocytes. D'après lui, au moment du détachement, précoce, comme on le sait, des produits génitaux, les leucocytes se chargent de graisse et de vitellus et jouent le rôle de vitello-gènes. Les leucocytes normaux deviennent alors très rares.

Eisig (1887), dans sa célèbre monographie des Capitellidés, décrit sommairement les leucocytes comme des cellules arrondies, d'aspect granuleux à l'état frais. Il leur figure de petits pseudopodes pointus. Knoll (1893) réétudie les mêmes espèces. Il remarque que le noyau n'est pas toujours sphérique, mais qu'il peut, dans les leucocytes les plus grands et les plus âgés, s'étirer en biscuit ou même se diviser totalement en deux. Il porte son attention sur les granulations qui remplissent le cytoplasme ; les unes sont fines, les autres plus grosses. Toujours elles se teignent en rouge par le réactif d'Ehrlich-Biondi. Elles seraient donc acidophiles et se rapprocheraient des granulations α .

C'est aussi l'opinion de Caullery et Mesnil (1898), qui ont fait chez les Cirratulien une observation remarquable. A l'état de jeunesse les leucocytes sont dépourvus de granulations. Ils en acquièrent plus tard. Elles sont voisines des α d'Ehrlich. Ces formations sont ensuite dissoutes au moment de la maturation des produits génitaux.

Deux auteurs, Picton (1898) et Siedlecki (1903) examinent une même espèce, *Polymnia nebulosa*, et sont d'accord pour décrire des leucocytes fusiformes dans le liquide coelomique de

cette Annélide. Siedlecki y voit un protoplasme à aspect fibrillaire, se délimitant nettement en endoplasme et ectoplasme. Picton signale de plus des leucocytes non fusiformes, amiboïdes et plus petits que les précédents. Enfin, ce dernier auteur décrit des *éléocytes*, cellules assez grosses, peu nombreuses, renfermant des granulations adipeuses colorables par le Soudan et d'autres non colorables par ce réactif. Il les compare aux éléocytes des Lombrics, rapprochement qui est d'ailleurs quelque peu fautif. Les éléocytes des Lombrics ne renferment qu'une seule espèce de granulations. Encore n'est-il pas sûr qu'elles soient de nature adipeuse.

Récemment enfin, Galvagni (1905) a étudié sommairement les leucocytes des *Ctenodrilus*. Il semble bien saisir le sens de leur évolution. Les plus jeunes d'entre eux sont de taille réduite et possèdent un protoplasma complètement hyalin. Plus tard, ils s'accroissent et acquièrent des granulations.

Si l'on rassemble les données fragmentaires fournies par les auteurs, on peut résumer les connaissances acquises de la manière suivante. Les jeunes leucocytes sont des cellules de petite taille, jamais granulées, à noyau sphérique. Ils s'accroissent et acquièrent des granulations. Pendant ce temps le noyau s'étire, devient polymorphe ou se divise complètement en deux. Les granulations sont des substances de réserve destinées à être utilisées par l'organisme. Elles sont acidophiles. Enfin, on trouve parfois, à côté des vrais leucocytes, des cellules beaucoup plus volumineuses (Térébelliens, etc.) chargées de graisse et d'inclusions albuminoïdes ou vitellines. Elles semblent provenir des leucocytes proprement dits (Cuénot). Toutes ces cellules peuvent renfermer des produits d'excrétion. Ces faits sont en partie exacts, mais doivent être précisés.

Observations. — J'ai étudié les espèces suivantes : *Phyllodoce laminosa* Sav., *Eulalia viridis* Müll., *Lysidice ninetta* Aud. et Edw., *Aphrodite aculeata* L., *Lagisca extenuata* Gr., *Sigalion squamatum* Della Chiaje, *Nereis diversicolor* O.-F. Mull. (forme asexuée et forme épitoque) *Nereis irrorata* (f. asexuée et épitoque), *Nereis cultrifera* (f. asexuée), *Nephtys Hombergii* Aud. et Edw., *Glycera convoluta* Kef., *Gl. gigantea* Qfg., *Goniada maculata* Aud. et Edw., *Arenicola marina* L., *Clymene lumbricoides* Qfg.,

Pectinaria belgica O.-F. Mull., *Lanice conchylega* Pall., *Amphitrite Edwardsi* Qfg., *Sabella pavonina* Sav., *Spirographis Spallanzanii* Viv., *Branchiomma vesiculosum* Mont.

Au point de vue qui nous occupe, il y a lieu de faire trois groupes dans cette série d'Annélides : 1° les Errantes et parmi les Sédentaires, *Arenicola marina*, *Clymena lombricoides*, *Pectinaria belgica*, *Branchiomma vesiculosum*. Toutes possèdent des leucocytes véritables, mais ne contiennent pas d'autres espèces de cellules; 2° *Glycera gigantea*, *G. convoluta* et *Goniada maculata* Aud. et Edw. possèdent à la fois des hématies véritables et des leucocytes; 3° Enfin *Lanice conchylega*, *Amphitrite Edwardsi*, *Sabella pavonina* et *Spirographis Spallanzanii* possèdent non seulement des leucocytes, mais encore d'autres grandes cellules chargées de granulations adipeuses et albuminoïdes. Ce sont les éléocytes de Picton; nous leur donnerons le nom de cellules *adipo-sphéruleuses*.

1^{re} SÉRIE.

Nous n'avons à considérer que des leucocytes proprement dits. Si l'on ponctionne à la pipette une *Nereis* ou une *Nephtys*, on obtient un liquide où on trouve toutes sortes d'éléments, dont la plupart ne sont pas des leucocytes. On y trouve notamment des produits génitaux à toutes phases de développement, des cellules musculaires désagrégées, particulièrement dans les individus en voie de maturation génitale, des parasites, etc.; de sorte qu'on est souvent très embarrassé pour distinguer avec sûreté les véritables leucocytes. Si l'on ajoute à cela, que ces éléments semblent vraiment se raréfier au moment du développement des éléments reproducteurs, que les jeunes œufs pourvus d'un pouvoir phagocytaire remarquable, prennent figure de leucocytes gorgés de débris absorbés, on comprendra la difficulté de se faire une opinion certaine sur l'évolution des leucocytes des Annélides. Parfois même on peut se demander s'il en existe réellement.

La réponse n'est cependant pas douteuse. Les plus évolués de ces leucocytes contiennent des granulations qu'on ne peut confondre avec quoi que ce soit. Je les ai retrouvées dans tous les types de la première série.

Dans *Arenicola marina* L., j'ai pu, sans trop de peine, établir le cycle évolutif des leucocytes. Il n'a rien que de très normal.

Les jeunes cellules ou leucocytes hyalins, stade I, sont toujours d'assez petite taille. Elles ont peu de protoplasma et un assez beau noyau sphérique. Elles sont amiboïdes, parfois allongées en fuseau. L'ensemble atteint 5 μ (Pl. I, fig. 28 et 29). Le stade II se caractérise par un accroissement cytoplasmique. Les propriétés amiboïdes et phagocytaires sont très développées. Enfin le plus grand nombre des leucocytes sont granuleux. Ils proviennent évidemment des précédents, et il y a tous les termes de passage (Pl. I, fig. 30 et 31). Le noyau, d'abord sphérique, se déforme, se lobe et peut même, quoique assez rarement, se diviser directement. Habituellement, la déformation nucléaire aboutit à un aplatissement. Le noyau prend l'aspect d'un croissant de lune et se dispose excentriquement dans la cellule (Pl. I, fig. 31). Pendant ce temps, les granulations se sont multipliées. Elles deviennent si nombreuses qu'elles remplissent totalement le corps cytoplasmique, si serrées qu'on a souvent quelque peine à les distinguer. Ce développement granulaire s'accompagne d'un accroissement général de la cellule dont le diamètre peut doubler. Il atteint jusqu'à 10 μ . La déformation du noyau et l'apparition des granulations sont-elles deux phénomènes corrélatifs? Comme on ne trouve de noyaux aplatis ou divisés que dans les cellules granuleuses, je répondrais par l'affirmative si nous n'avions vu dans d'autres groupes les deux phénomènes se dissocier.

Selon Caullery et Mesnil les granulations leucocytaires de *Dodecaceria concharum* doivent être rapprochées des éosinophiles d'Ehrlich. Knoll (1893) aboutit à la même conclusion. En effet, j'ai toujours vu, dans toutes les espèces, le triacide les teindre en rouge vif cuivré, le Giemsa en rose. Les couleurs acides les teignent toutes avec facilité. Les couleurs basiques refusent de se fixer. On doit donc les considérer comme des granulations acidophiles parfaites.

Il y a cependant une exception. Dans *Nephtys Hombergii*, les leucocytes hyalins sont en moyenne un peu plus volumineux que chez les autres Errantes. Mais surtout on y trouve d'assez

gros leucocytes granulés qui atteignent 15 μ . Leur contour est assez net, ils paraissent peu amiboïdes et ne sont que pas ou peu phagocytaires (injection d'encre de Chine). Le noyau est parfois rond, mais le plus souvent polymorphe. Le protoplasme contient fréquemment une ou plusieurs vacuoles. Les granulations sont sphériques, de grosseur moyenne, très régulièrement distribuées et peu serrées. Elles sont, non plus acidophiles, mais nettement amphophiles, car on peut les teindre indifféremment au moyen des couleurs acides ou des couleurs basiques. Ce sont ces éléments que Fage (1906) a décrits dans l'organe phagocytaire et qu'il considérait comme basophiles (col. Magenta, vert lumière). Ces leucocytes granulés rappellent beaucoup ceux que nous décrirons chez les Glycériens.

La dégénérescence des vieux leucocytes doit débiter par une pyknose nucléaire. J'ai vu en effet quelques noyaux ayant subi cette dégénérescence spéciale.

L'évolution leucocytaire décrite chez l'Arénicole doit se retrouver chez tous les Annélides de la première série et par conséquent chez toutes les Errantes. Mais il est souvent difficile de sérier correctement les formes cellulaires si variables qu'on peut observer dans la cavité générale de ces animaux.

Je n'ai pu mettre en évidence aucune différence notable entre les leucocytes des formes asexuées ou épitoques de la même espèce. J'ai examiné à ce sujet *Nereis diversicolor* O.-F. Mull. et *N. irrorata* Mgr. Les leucocytes semblent se raréfier considérablement chez les formes sexuées. Mais le nombre relatif des diverses espèces cellulaires ne paraît pas varier.

2° SÉRIE.

Polymnia nebulosa, étudiée par Picton (1898) et Siedlecki (1903), possède de très nombreux leucocytes et de plus quelques rares cellules renfermant des inclusions graisseuses et albuminoïdes ou *cellules adipo-sphéruleuses*. Cette espèce fait le passage entre la première et la seconde série.

En effet, dans *Amphitrite Edwardsi*, *Terebella conchylega*, *Spirographis Spallanzanii*, *Sabella pavonina*, les leucocytes sont le plus souvent fort rares et toujours dépourvus de granulations.

Parfois, on peut même se demander s'ils existent réellement. On rencontre assez souvent des cellules plus ou moins amiboïdes mesurant de 5-10 μ . En général, ce ne sont pas de véritables leucocytes, mais des cellules germinatives non parvenues à maturité. Dans *Spirographis*, je n'ai pu trouver de leucocytes que dans un seul échantillon. Dans les autres je n'ai vu que des formes jeunes de cellules adipo-sphéruleuses, ce qui pourrait sans doute faire penser à une transformation périodique des leucocytes en cellules adipo-sphéruleuses.

Ces dernières sont toujours extrêmement abondantes. Dans *Spirographis Spallanzanii* ce sont des sphères de 40 μ de diamètre. Leur contour est parfaitement net, et la cellule n'est nullement amiboïde. A l'état frais, on distingue à l'intérieur une cinquantaine de grosses gouttes de graisse, sphériques, qui se colorent en noir par les vapeurs d'acide osmique et en rouge par le Soudan. Dans les deux tiers des éléments environ se trouvent des granules verdâtres ou vert jaunâtre répandus çà et là dans la cellule et qui sont vraisemblablement de nature excrétrice, comme on en trouve dans les leucocytes de beaucoup d'autres Annélides, les hématies des Capitellides et des Glycères. Leur abondance est très variable. Certaines cellules en sont presque bourrées, d'autres en renferment fort peu. Enfin, l'espace compris entre les gouttes de graisse est comblé par d'innombrables granulations sphériques et incolores mesurant environ 2 μ .

Après fixation par le liquide de Zenker et coloration (Pl. I, fig. 72), on distingue très nettement une membrane cellulaire fine, qui, décollée sur certains points, devient ainsi bien apparente. Les gouttes de graisse ont naturellement disparu. Les granulations ou sphérules sont colorées par la teinture cytoplasmique. Enfin le noyau, bien visible si l'on n'a employé qu'un colorant nucléaire, est sphérique et mesure 6 μ . Il se compose d'une membrane épaisse qui est sans doute imprégnée de chromatine, car elle se teint fortement, d'un gros karyosome central et de petits karyosomes périphériques reliés au précédent par des filaments. L'ensemble a quelque analogie avec le Radkern de la Plazmazelle des Vertébrés.

A côté de ces grandes cellules on en observe d'autres, qui

représentent évidemment des formes de développement (Pl. I, fig. 73-75). Les unes ont la constitution des cellules adipo-sphéruleuses, mais sont d'une taille plus faible (fig. 73). D'autres, encore plus petites, sont moins riches en sphérules albuminoïdes. D'autres enfin ne renferment plus que des globules de graisse (fig. 74). Parmi ces dernières, il en est dont le contour est net et régulier et qui possèdent certainement une membrane. Mais il en est d'autres dont le contour irrégulier fait penser au contraire qu'elles sont amiboïdes (fig. 75). Je n'ai pu m'assurer de la présence ou de l'absence de la membrane dans ces dernières, mais je serais fortement tenté de croire qu'elle est absente. Ces cellules sont de l'ordre de grandeur des leucocytes et n'en diffèrent, semble-t-il, que par la présence des globules gras. Nous ne pouvons cependant admettre cette filiation d'une manière absolument certaine, mais nous aurions tendance à la croire réelle. Quoi qu'il en soit, ces observations nous montrent le sens général de l'évolution des cellules adipo-sphéruleuses : d'abord apparition de la graisse, puis développement des sphérules albuminoïdes.

Ces sphérules ont toujours, quel que soit l'âge de la cellule à laquelle elles appartiennent, une réaction acidophile. Elles se colorent en rouge cuivré par le triacide et absorbent toutes les couleurs acides. Tout au plus prennent-elles une légère teinte, peu résistante à l'alcool, dans le Dahlia et l'Unna.

Les cellules adipo-sphéruleuses de *Sabella pavonina* Sav. sont très semblables à celles des *Spirographis* (Pl. I, fig. 45). Elles sont un peu plus petites, les gouttelettes grasses sont plus nombreuses, plus grosses, plus rapprochées, de telle sorte qu'à l'état frais la cellule a un aspect mûriforme. Les sphérules albuminoïdes sont plus rares. Leurs réactions chromatiques sont analogues à celles des *Spirographis*. Cependant, le triacide a une tendance à leur donner une teinte rouge un peu vineuse. L'Unna et le Dahlia résistent un peu mieux à l'alcool. Les sphérules de *Sabella* sont donc un peu moins acidophiles que celles des *Spirographis*.

Amphitrite Edwardsi Qfg., enfin, possède de très grosses cellules adipo-sphéruleuses. Les gouttelettes de graisse y sont nombreuses et fort grandes, les sphérules albuminoïdes abon-

dantes et serrées. La membrane est fort nette. Il y a un très beau noyau sphérique analogue à celui de *Spirographis*. Les granules d'excrétion sont parfois extrêmement abondants. Je n'ai pas observé de formes de développement. J'ai vu quelques cellules qui sont vraisemblablement des leucocytes, mais je n'ai trouvé aucune forme intermédiaire. Les sphérules ont les mêmes réactions que dans *Spirographis*. Cependant, l'Unna qui ne colore pas les sphérules met en évidence, dans certaines cellules, un assez grand nombre de petites granulations de 1 μ . environ, uniformément réparties dans le corps cytoplasmique.

La ressemblance des cellules adipo-sphéruleuses des Annélides avec les cellules adipeuses des Insectes (fig. 16, p. 136) est assez remarquable. De part et d'autre, ce sont de gros éléments, possédant une membrane renfermant des globules de graisse et des sphérules albuminoïdes dont la réaction est plus ou moins acidophile. Le développement même est identique. Il est plus que probable que les cellules adipeuses des Insectes se développent aux dépens des leucocytes. C'est très possible, chez les Annélides, comme nous venons de le voir. La graisse apparaît d'abord chez les Insectes, comme chez les Annélides (Voy. Pérez, Sémichon); les sphérules albuminoïdes se développent ensuite. Il n'y a qu'une différence : c'est que les cellules adipeuses des Insectes sont agglomérées en un tissu; les cellules adipo-sphéruleuses des Annélides sont libres. Mais c'est une différence sans valeur (Voy. *Insectes*).

Ces éléments devraient porter le même nom. On ne peut songer à changer le nom, universellement adopté pour les Insectes, de *cellules adipeuses*. Ce nom est inacceptable pour les Annélides, car il existe, dans d'autres groupes, de vraies cellules purement adipeuses que nous ne saurions baptiser autrement. C'est pourquoi nous avons adopté le nom de *cellules adipo-sphéruleuses*. Ce dernier terme de « sphéruleuse » est destiné à rappeler leur ressemblance avec les cellules sphéruleuses des Mollusques, des Arthropodes, des Géphyriens, des Spongiaires et des Hydraires. S'il est vrai, comme Cuénot et Bruntz le pensent, que ces dernières cellules soient excrétrices, la ressemblance serait tout à fait parfaite. Les unes et

les autres pourraient être considérées comme des cellules de réserve ayant également des propriétés excrétrices.

GLYCÉRIENS.

Ici nous avons affaire à un type encore différent. Il existe des hématies, c'est-à-dire des cellules chargées de pigment respiratoire, de l'hémoglobine dans le cas qui nous occupe, et des leucocytes, les uns hyalins et les autres granulés. Il n'a pas de cellules adipo-sphéruleuses.

Hématies. — Les hématies des Annélides et notamment des Glycériens ont été reconnues depuis longtemps par de Quatrefages (1850) qui signalait déjà leur ressemblance avec celles des Vertébrés. Plus tard, Van Beneden, Claparède (1864) décrivaient de semblables éléments dans les Capitellides et insistaient de nouveau sur leur analogie avec ceux des Vertébrés. Eisig (1887) reprenait cette étude avec détails. De son célèbre travail, il résulte que les hématies des Capitellides sont des cellules discoïdales possédant une membrane nette et un noyau sphérique. Leur protoplasma est homogène. Elles sont imprégnées par de l'hémoglobine. Il a surtout mis en évidence leur rôle excréteur. On y observe constamment, en effet, des concrétions et même des cristaux dont la nature excrétrice a été démontrée.

D'après Eisig, elles se reproduiraient par karyokinèse (il n'a observé le phénomène qu'une fois). D'autre part, il aurait vu des cellules péritonéales se détacher et constituer des hématies, phénomène auquel Leydig (1864) avait déjà songé. Knoll, enfin (1893), décrit des intermédiaires entre les hématies et les leucocytes des Capitellides.

Cuénot (1891 *a*) donne une sommaire description des hématies des Glycériens. Goodrich, enfin (1897), aborde incidemment dans l'un de ses mémoires sur les organes segmentaires, l'étude du contenu cavitaire des Glycériens. Dans *Glycera convoluta* Kef., on trouve des hématies de forme régulière, nullement amiboïdes ni phagocytaires, des leucocytes qui absorbent de l'encre de Chine de la manière la plus active, et des cellules granuleuses. Dans *Glycera siphonostoma*, on rencontre des hématies

normales, des leucocytes hyalins et granulés normaux, mais, de plus, de très nombreux éléments intermédiaires entre les hématies et les leucocytes. Ces éléments sont légèrement colorés en rouge, plus ou moins amiboïdes, peuvent émettre des pseudopodes courts et pointus et phagocyter l'encre de Chine. Goodrich laisse en suspens la question de savoir si les hématies sont des leucocytes modifiés ou *viceversa*. Si l'une de ces alternatives est vraie, il est probable que c'est la seconde. Quoi qu'il en soit, il serait intéressant de compléter les observations de Goodrich.

Je n'ai eu que deux espèces de Glycériens à ma disposition : *Gl. gigantea* Qfg. et *Gl. convoluta* Kef. De plus, je dois à l'obligeance de M. L. Fage, communication de plusieurs préparations du sang d'une *Goniada maculata*, Aud. et Edw. provenant de Banyuls-sur-Mer.

Les hématies des Glycères sont des cellules discoïdales rondes ou ovalaires (Pl. I, fig. 32). De profil, elles montrent une saillie centrale due à la présence du noyau. Dans *Glycera convoluta*, elles mesurent de 40 μ à 60 μ . Elles sont beaucoup plus



Fig. 17. — Hématies de *Glycériens*. De gauche à droite : *Goniada maculata* Aud. et Edw., *Glycera gigantea* Qfg., *Glycera convoluta* Keff. Gross. 1300.

grandes dans *Gl. gigantea*, plus encore dans *Goniada maculata* Aud. et Edw. où elles atteignent 100 μ (fig. 17).

Le protoplasma est absolument homogène sur le frais. Les structures qu'on observe après fixation doivent être considérées, en raison de leur inconstance, comme des artifices de préparation.

Dans *Glycera convoluta* Kef. les hématies ont une membrane. Rien ne se voit mieux dans les coupes fixées au Zenker. On rencontre fréquemment des hématies mal fixées dont le contenu

protoplasmique a disparu en grande partie, mais dont la membrane a résisté. Le corps cellulaire renferme toujours quelques inclusions sphériques peu volumineuses ($2\ \mu$ env.) et peu nombreuses (2 à 15 env.) (Pl. I, fig. 32, *gr. ex.*). Il semble parfois que ce soient de simples vacuoles; mais, le plus souvent, on observe un contenu coagulé un peu rétracté, qui se colore assez fortement par les teintures basiques. Ces inclusions sont sans doute comparables aux granulations excrétrices décrites par Eisig chez les Capitellides. Nous en retrouverons chez les Géphyriens.

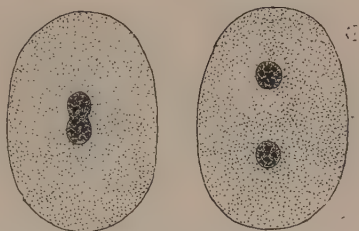


Fig. 18. — *Glycera convoluta* Kef. — Deux stades de la division directe du noyau des hématies.

On a de même décrit dans les hématies des Mammifères des granulations basophiles qui n'apparaissent d'ailleurs qu'à l'état pathologique.

Les hématies des *Gl. gigantea* Qfg. et *Gl. convoluta* Kef. ne sont nullement amiboïdes, ni phagocytaires. Dans aucune circonstance je ne les ai vues ni se déformer spontanément, ni pousser des pseudopodes, ni phagocyter de l'encre de Chine. Je n'ai donc rien retrouvé dans ces deux espèces, des faits si curieux présentés par *Gl. siphonostoma*. Je regrette d'autant plus de n'avoir pu étudier cette dernière espèce.

Le noyau est assez petit, sphérique. Il renferme un petit nombre de karyosomes relativement gros (Pl. I, fig. 32). Il n'offre donc pas ce caractère de dégénérescence pyknotique que nous présenteront les hématies des Géphyriens.

Comment se reproduisent les hématies? Dans le cas *Gl. siphonostoma*, Goodrich fournit une réponse partielle. Dans *Gl. gigantea* Qfg. et *convoluta* Kef. les éléments intermédiaires entre les leucocytes et les hématies manquent totalement. J'ai examiné une cinquantaine d'individus de *Gl. convoluta* Kef. récoltés à diverses époques de l'année et quatre individus de *Gl. gigantea* Qfg. capturés en juin et septembre. Dans quatre exemplaires de *Gl. convoluta* j'ai pu observer des hématies qui semblent être en voie de division directe. La figure 18, p. 149,

représente deux stades de ce phénomène. Mais je n'ai pas vu la division protoplasmique consécutive à la division nucléaire. Je puis donc avoir été trompé par une simple fragmentation du noyau.

Les hématies se multiplient donc peut-être par division *directe*. Cuénot (1891 *a*) avait décrit dans *Gl. siphonostoma* un organe hématopoïétique ventral. La présence d'une ligne rouge médiane longitudinale et ventrale conduit tout naturellement à rechercher en ce point un organe hématopoïétique. Il est fort difficile d'obtenir de bonnes fixations histologiques de cette région. Je recommanderai surtout le liquide de Dekhuysen. On n'observe d'ailleurs chez *Gl. convoluta* Kef. rien qui puisse être considéré comme représentant un organe formateur d'hématies.

Leucocytes. — Les leucocytes des Glycériens ne sont pas très abondants : 1 pour 100 hématies environ.

1° *Leucocytes hyalins, stade I*. — Ce sont les plus jeunes et les plus petits. Ils atteignent environ 7 μ . Le noyau est relativement gros et riche en chromatine. Le protoplasma est finement granuleux mais tout à fait dépourvu de véritables granulations. Il n'est pas rare d'y rencontrer des karyokinèses.

2° *Leucocytes hyalins, stade II*. — Ceux-ci sont plus volumineux. Ils se caractérisent par la présence, d'ailleurs inconstante, de quelques granulations assez fines.

3° *Leucocytes granulés* (Pl. I, fig. 33). — Ceux-ci sont les plus volumineux. Ils atteignent 1 fois $\frac{1}{2}$ la taille d'une hématie. Ils sont ovalaires à contour net et régulier. Ils paraissent peu amiboïdes et non phagocytaires. Le cytoplasma renferme très souvent plusieurs vacuoles claires qui paraissent être vides (Pl. I, fig. 33, *vac.*). Le corps cellulaire est entièrement rempli de granulations sphériques de grosseur moyenne uniformément réparties. Le noyau, visible sur le frais sous forme d'une tache claire et arrondie, est fort difficile à observer après coloration, car il est caché par les granulations qui se teignent à peu près comme lui. Les granulations leucocytaires des Glycériens sont nettement amphophiles. On les colore facilement par la fuchsine acide, l'orange G, l'induline, couleurs acides ; par l'Unna, la thionine, le bleu de toluidine, le vert de mé-

thyle, couleurs basiques. Le triacide leur donne une teinte violette, de même que le mélange de Giemsa. Le mélange C les colore en gris noirâtre. Ce sont donc de vraies amphophiles. C'est, avec les granulations de *Nephthys*, le seul exemple que j'aie rencontré chez les Annélides.

Il est intéressant de comparer les leucocytes granuleux des Glycériens avec ceux de *Nephthys*. Ce sont des éléments très analogues entre eux, mais différents des leucocytes granulés qu'on rencontre dans les autres Annélides.

4° Nous avons enfin à mentionner de bien singulières cellules (fig. 19, p. 151) (Pl. II, fig. 72). Ils sont très amiboïdes, et très



Fig. 19. — Cellules énigmatiques du sang des Glycériens. De gauche à droite : *Glycera gigantea* Qfg., *Goniada maculata* Aud. et Edw., *Glycera convoluta* Kef. Gross. 1300.

altérables ; dans le protoplasma se trouvent des sortes de capsules incomplètes, concentriques au noyau, et fortement acido-philés. J'ignore ce que représentent ces singulières formations. Ce ne sont certainement pas des artifices de préparation, car on peut les observer sur le frais.

Elles sont particulièrement bien développées dans *Goniada maculata* Aud. et Edw. Leur présence constante chez tous les individus d'une même espèce, chez deux types dont l'un (*Gl. convoluta*) habite l'Océan, l'autre (*Goniada maculata*) est localisé dans la Méditerranée, me paraît peu compatible avec l'hypothèse d'un organisme parasite.

ORGANES LYMPHOGENES. — MULTIPLICATION DES LEUCOCYTES.

Nous venons de le voir, des karyokinèses se rencontrent parfois dans les leucocytes les plus jeunes des Glycériens. Cela n'exclut pas l'existence d'organes lymphogènes. On en a en effet

décrit beaucoup. Dès 1885, Kükenthal observait des amas leucocytaires péritonéaux, chez les Térébelliens et les Néréidiens. Meyer (1887) retrouve et décrit les amas des Térébelliens, situés au voisinage du pavillon néphridien. La nature lymphoïde de ces formations n'était pas douteuse. De là à les considérer comme des organes lymphogènes, il n'y avait qu'un pas. Meyer, de plus, les croyait excréteurs. Cuénot (1891 *a*) retrouve des accumulations analogues chez le *Chætoptère*, chez *Morphysa sanguinea* Mont. et aussi chez un Térébellien transparent, *Polyophtalmus pallidus*. Il les considérait comme lymphogènes. En 1897 il signale des mitoses dans les amas lymphogènes des Térébelliens.

Sous l'influence des travaux de Kowalevsky il semble alors se produire un revirement d'idées. Kowalevsky (1896) montra en effet que les amas lymphatiques des Néréidiens sont phagocytaires. C'est aussi sous le nom d'organes phagocytaires que Cantacuzène décrit des amas lymphatiques situés chez l'Arénicole au voisinage du pavillon des néphridiens. On arriva même avec Willem et Minne (1899) à ne vouloir plus voir dans ces organes que des accumulations purement mécaniques de phagocytes, déterminées par le voisinage l'organe vibratile qui accompagne la néphridie des Néréidiens.

Fait remarquable, ces amas avaient toujours semblé être associés à la néphridie. Effectivement, les travaux de Goodrich puis ceux de Fage (1906) en débrouillant la question complexe de la constitution de « l'organe segmentaire » ont montré la généralité de cette relation.

Chez les Glycériens, par exemple, l'amas lymphatique ou organe phagocytaire est associé à la néphridie et à l'organe cilié. D'après Fage (1906) l'organe phagocytaire est constitué par un réticulum cellulaire peu développé chez *Glycera tessellata* Gr., plus complet et plus serré chez *Gl. gigantea* Qfg. Dans les mailles se trouvent des hématies et des leucocytes très semblables à ceux de la cavité générale. Goodrich (1898) signale de plus l'existence dans *Gl. siphonostoma* de cellules caractérisées par d'innombrables petites granulations dont la présence leur donne un aspect grisâtre caractéristique. Elles ne sont pas phagocytaires. Goodrich les considère comme des cellules à

ferment, dont la sécrétion contribuerait à la dissolution des particules ingérées par l'organe phagocytaire. L'auteur concède cependant qu'elles ressemblent beaucoup aux cellules granuleuses de la cavité générale et qu'elles en dérivent peut-être. Fage semble adopter l'opinion de Goodrich quant au rôle de ces prétendues cellules à ferment.

Les mêmes auteurs ont décrit l'organe phagocytaire des Nephthydiens, découvert par Stewart (1900). Goodrich croyait à une simple accumulation de cellules dégénérées, sinon même mortes. Fage (1906) y décrit une trame conjonctive à larges mailles, contenant des cellules à granulations basophiles, de gros macrophages et de nombreuses cellules mal délimitées à protoplasma légèrement granuleux et très acidophiles. On y voit de nombreuses mitoses. Aussi l'auteur émet-il, avec quelques réserves toutefois, l'opinion que cet organe doit être lymphogène.

Dans *Hesione pantherina* Risso, Fage décrit l'organe phagocytaire comme formé d'un réseau continu de nature cellulaire, contenant dans ses mailles des cellules à contour irrégulier, à protoplasma granuleux et acidophile; le noyau est plus ou moins incurvé. On y trouve aussi des cellules à noyau arrondi identiques aux leucocytes coelomiques. Beaucoup de ces cellules renferment des débris de phagocytose en voie de digestion.

Enfin, les Néréidiens possèdent, d'après Kowalevsky (1895), des glandes phagocytaires situées au sommet de l'organe cilié. D'après Fage (1906), il s'agit vraisemblablement de cellules germinatives en voie de développement. Le même auteur pense que le jeu de l'organe cilié détermine une accumulation de leucocytes à son sommet. Il n'y aurait donc pas d'organe phagocytaire différencié.

Je n'ai rien à ajouter à la description histologique de l'organe phagocytaire des Nephthydiens et des Glycériens. Ils sont tels que Fage les a décrits.

Les cellules granuleuses de l'organe des *Glycera* sont simplement des leucocytes granulés identiques à ceux de la cavité générale. Dans ces conditions, l'hypothèse de Goodrich, d'après laquelle il faudrait y voir des cellules glandulaires dont la sécrétion serait capable de dissoudre les particules ingérées

par l'organe phagocytaire, devient des plus hasardées. Point n'est besoin d'ailleurs de faire appel à de semblables considérations. Les phagocytes de tous les animaux sont parfaitement capables de digérer par leurs propres moyens.

D'autre part, les cellules à granulations basophiles de l'organe phagocytaire de *Nephtys Hombergii* Aud. et Edw. sont simplement des leucocytes granuleux, analogues à ceux de la cavité générale. Ils sont en réalité amphophiles.

Ces organes sont-ils lymphogènes?

Ils possèdent la structure lymphoïde typique. D'autre part, on y observe des karyokinèses, au moins dans *Nephtys*. Ni Fage ni Goodrich n'en signalent dans *Glycera*. J'en ai observé deux ou trois exemples sur un assez grand nombre de préparations. Elles doivent se produire par poussées. La question est donc de savoir si les nouvelles cellules ainsi formées sont assimilables à des leucocytes. A examiner une préparation bien fixée de *Nephtys* ou de *Glycera*, cela ne peut faire aucun doute. Il y a identité entre les éléments libres de ces organes phagocytaires et les leucocytes non granulés du sang. D'autre part, les cellules de cet organe m'ont paru être mieux individualisées que ne le dit et le figure Fage. Comme une prolifération cellulaire peut se manifester dans ces organes, au moins dans certaines conditions, je ne vois pas qu'on puisse se refuser à les considérer comme lymphogènes.

En conclusion, nous admettrons qu'il existe chez les Annélides des organes lymphogènes dont la structure très typique rappelle celle que nous avons eu l'occasion de décrire déjà plusieurs fois.

Est-ce là la seule origine des leucocytes? Je ne le crois pas. D'ailleurs, on chercherait vainement des organes lymphogènes chez beaucoup d'Annélides : Syllidiens, Eunicien, etc.

En faisant des coupes dans l'extrémité caudale de *Nereis Dumerelii*, on observe que la masse cellulaire encore indifférenciée comprise entre l'épiderme et l'endoderme des derniers segments (spécialement de l'avant-dernier) est constituée en grande partie de cellules qui ressemblent étrangement aux leucocytes les plus petits et les plus jeunes. Je pense qu'il est extrêmement probable qu'une bonne partie des leucocyte

doit se former ainsi, au moins pendant la durée de la croissance. On sait que le nombre des segments n'est pas absolument fixe chez beaucoup d'Annélides errantes, que l'animal commence à se reproduire avant d'avoir acquis sa taille définitive. La formation de nouveaux segments et par conséquent la production de nouveaux leucocytes doit donc durer pendant un temps assez long.

Racovitza (1894) avait fait une observation analogue, dans *Micronereis variegata* ; je n'ai donc pas été en présence d'un phénomène exceptionnel.

D'ailleurs, ce mode de formation n'a rien d'anormal. Les leucocytes embryonnaires sont toujours constitués chez tous les animaux par des cellules mésodermiques, en quelque sorte résiduelles, qui n'ont pas servi à l'élaboration d'autres tissus. La formation de leucocytes dans l'avant-dernier segment n'est qu'une continuation à l'état adulte d'un phénomène habituellement réservé à la période embryonnaire.

En résumé, les Annélides possèdent toutes des leucocytes qui subissent l'évolution nucléaire habituelle. Chez la plupart ils acquièrent des granulations acidophiles, sauf chez les Nephthydiens et les Glycériens où elles sont amphophiles. Ces granulations sont vraisemblablement formées par une substance de réserve (Cirratulien, d'après Caullery et Mesnil). Chez certaines Sédentaires, les leucocytes proprement dits n'ont pas de granulations. En revanche, on trouve d'innombrables cellules adipo-sphéruleuses. Il est possible que ces derniers éléments dérivent des leucocytes proprement dits. Ils sont comparables aux cellules adipeuses des Insectes.

La multiplication des leucocytes se produit, soit à la suite de divisions karyokinétiques qui affectent les jeunes éléments, soit par le fonctionnement d'organes lymphogènes habituellement situés au voisinage de la néphridie. Ces organes, connus en raison de leurs propriétés sous le nom d'organes phagocytaires, possèdent la structure lymphoïde typique. Enfin, la différenciation de la masse mésodermique des segments en voie de formation n'atteint pas la totalité des cellules. Les éléments non utilisés se transforment en leucocytes.

B. — Géphyriens.

Les Géphyriens possèdent tous une vaste cavité générale remplie d'un liquide albumineux qui tient en suspension un nombre immense d'éléments figurés. Ce sont : 1° des hématies véritables imprégnées d'un pigment respiratoire ; 2° des leucocytes proprement dits, les uns à protoplasma entièrement hyalin, les autres pourvus de granulations ; 3° des cellules sphéruleuses à protoplasme bourré d'énormes sphérules albuminoïdes ; 4° enfin des formations pluricellulaires, urnes, vésicules énigmatiques, restées longtemps mal connues.

J'ai uniquement étudié les Sipunculides : *Sipunculus nudus* L., *Phascolosoma elongata* Kef.

Technique. — Le liquide cœlomique des Sipunculides se fixe difficilement au Zenker, mieux au Lindsay. Le réactif de choix est le liquide de Dekhuysen. Les hématies sont fixées sans déformation par ce liquide. Pour les coupes, mêmes réactifs.

HÉMATIES.

Historique. — Les Géphyriens possèdent en effet de véritables hématies, c'est-à-dire des cellules de forme bien déterminée, nullement amiboïdes et dont le plasma est imprégné d'un pigment respiratoire.

La plupart des auteurs qui depuis de Quatrefages ont étudié les Géphyriens, ont consacré quelques mots brefs à la description des hématies (de Quatrefages, 1850 ; Jourdan, Ray Lankester, 1881-1883 ; Carl Vogt et Yung, 1888 ; Vignal, 1886. On les a rencontrées chez tous les Sipunculides et parmi les Echiurides chez *Thalassema*, *Hamingea*, etc. (Ray Lankester). Les Bonellies n'en paraissent pas posséder.

Thalassema, *Hamingia* possèdent de l'hémoglobine (Ray Lankester, 1881). *Phascolosoma*, *Sipunculus* au contraire renferment de l'hémérythrine (Schwalbe, 1869 ; Krükenberg, 1880 ; Griffiths, 1892 ; Velichi, 1900). *Phoronis* enfin possède de l'hémoglobine. Seul *Thalassema* possède des hématies anucléées analogues à celles des Mammifères. Les Sipunculides, au contraire,

de même que la *Phoronis* possèdent des hématies nucléées.

Observations.—Les hématies des Sipunculidés sont discoïdales, jamais sphériques, arrondies ou ovalaires. Elles mesurent de 12 à 16 μ . Leur forme est parfaitement constante. Elles ne sont nullement amiboïdes. Les types à contour anguleux qu'on observe parfois sont le résultat d'une altération par l'effet des réactifs. Les auteurs ont presque tous signalé la présence d'une membrane. On sait que la question de la membrane se pose au sujet des hématies des Vertébrés, et qu'elle n'est pas parfaitement résolue. Si l'on ajoute un peu d'eau douce à une goutte de sang de *Phascolosome*, on fait éclater les hématies. Leur contenu s'échappe et la membrane déchirée devient assez apparente. Les hématies qu'on rencontre dans les coupes après fixation au liquide de Zenker sont souvent mal conservées. Le contenu protoplasmique a été plus ou moins dissous. Mais la limite cellulaire reste toujours bien marquée par une ligne à double contour. Nous admettons donc l'existence d'une membrane ou pour le moins d'une zone de condensation, dont la constitution chimique est peut-être un peu différente. Le protoplasma renferme chez *Phascolosoma elongata*, une douzaine de granulations sphériques de 2 μ de diamètre disséminées dans la cellule et que Eising (1887) considère comme étant de nature excrétrice.

Dans *Sipunculus nudus* L., on rencontre aussi parfois de ces granulations. Mais le plus souvent on observe de grandes inclusions que tous les auteurs ont remarquées. Elles sont parfaitement sphériques. Leur diamètre varie de 3 à 7 μ (fig. 20, p. 158 et fig. 21, p. 161). Il y en a parfois une seule dans chaque cellule. Mais très souvent il s'en trouve deux ou trois ou même davantage. Il n'y a aucune relation entre leur diamètre et celui de l'hématie. Mais elles sont d'autant plus nombreuses que la cellule est plus grande.

Quelle est la nature de ces formations? Simples inclusions ou organismes parasites? Sur de simples préparations de sang, on constate que le contenu a été coagulé et qu'il s'est légèrement rétracté. Mais il paraît être parfaitement homogène. Sur des coupes minces ce contenu apparaît comme notablement plus résistant aux agents dissolvants que le reste du protoplasma.

Dans les hématies bien fixées on peut parfois constater la présence, au centre de l'inclusion, d'un ou deux corps basophiles sans structure visible. Sont-ce des noyaux et avons-nous affaire

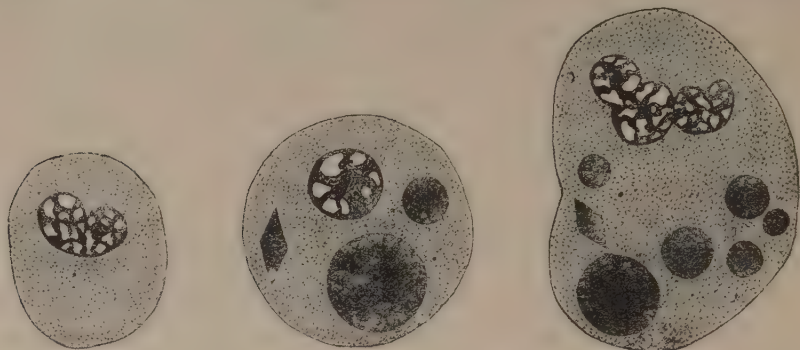


Fig. 20. — *Sipunculus nudus* L. — Hématies. A gauche : hématie de taille un peu au-dessus de la normale ; le noyau commence à bourgeonner. Au milieu : hématie renfermant des inclusions et un cristal rhomboïdal ; le noyau est resté sphérique. A droite : hématie de très grande taille ; le noyau est bourgeonnant, le cytoplasme renferme des inclusions et un cristal rhomboïdal. Gross. 1300.

à un parasite? Tout en laissant la question en suspens, je pencherais pour cette dernière hypothèse.

Le noyau des hématies mérite une mention spéciale.

Dans *Sipunculus nudus* L., il est toujours sphérique et relativement petit (Pl. I, fig. 25). Il mesure environ 4 μ . La chromatine y est disposée en une seule masse, généralement réticulée, et comme spongieuse. Jamais on n'y voit plusieurs karyosomes indépendants. En un mot, la chromatine présente un état d'agré-gation qui réalise un certain degré de pyknose. Ladreyt (1905) a également observé cette apparence, qui est d'ailleurs beaucoup plus générale qu'il ne paraît le croire, puisqu'elle atteint toutes les hématies. Il l'interprète comme le premier degré de dégénérescence du noyau de l'hématie. On peut, si l'on veut, considérer les choses sous cet angle. Mais il faut bien comprendre, qu'à ce degré, la pyknose ne représente qu'une bien faible dégénérescence, qui ne présage nullement la mort de l'élément à délai plus ou moins bref, mais qui n'est pas au contraire incompatible avec la vie cellulaire et même, comme nous le verrons, avec la division.

Phascolosoma elongata offre à considérer des faits analogues mais peut-être moins nets.

Hématies à noyau bourgeonnant. — Dans certains individus, mais non chez tous, on rencontre des hématies remarquables par leur taille considérable. Elles sont peu nombreuses (1 p. 100 au plus). A l'état frais elles montrent la teinte jaune caractéristique. Ce sont donc bien des hématies.

Leur taille atteint jusqu'à 20-25 μ . Leurs contours sont arrondis et lobés (fig. 20, p. 158). Elles ne sont plus discoïdales, mais tendent vers la forme sphérique. Le cytoplasma a une structure manifestement différente de celle des hématies normales qui paraissent presque homogènes. Dans le corps cellulaire se montrent des inclusions identiques à celles des petites hématies mais particulièrement grosses et nombreuses. De plus, on y trouve très souvent un cristal rhombique acidophile, déjà signalé par Metalnikoff (1900).

Le noyau surtout est remarquable par sa forme générale, il rappelle celui des cellules à noyaux bourgeonnants de la moelle des Mammifères. La chromatine y offre la même distribution que dans les petites hématies.

Metalnikoff (1899-1900), qui décrit et figure ces éléments, les considère comme les cellules mères de petites hématies. D'après lui, le bourgeonnement est le premier stade d'une division directe. Chacun des fragments résultants deviendrait le noyau d'une hématie. Il dit (1899-1900) avoir vu la fragmentation protoplasmique, mais il ne la figure pas.

Sur la question des divisions directes, il faut être extrêmement prudent. Tandis que chaque stade de la karyokinèse est en soi-même hautement caractéristique et ne peut être confondu avec quoi que ce soit, il est loin d'en être ainsi pour les amitoses. On est exposé à prendre pour des stades de la division directe des déformations quelconques du noyau. On ne doit conclure positivement que si l'on a pu observer sans ambiguïté assez de stades pour constituer une série sans lacunes importantes. Metalnikoff ne nous montre pas chaque bourgeon nucléaire emportant avec lui une masse protoplasmique pour constituer une hématie.

Ce stade caractéristique, je n'ai pu le trouver davantage. Les bourgeons ne se détachent du reste du noyau que très exceptionnellement. Je n'ai jamais vu la fragmentation protoplasmique.

A mon sens, la filiation des deux espèces d'hématies doit être renversée. Il existe sous le rapport de la forme, de l'aspect du noyau et de la grandeur, tous les passages entre les petites hématies et les hématies à noyau bourgeonnant (fig. 20, p. 158). Ces dernières sont une forme d'évolution (peut-être de dégénérescence ?) des premières.

Développement et remplacement des hématies. — Nous n'avons aucune donnée sur le mode d'apparition des hématies dans l'embryon chez les Géphyriens proprement dits. Dans la *Phoronis*, de Selys-Longchamps (1907) a montré que les hématies larvaires prennent naissance aux dépens de deux amas formateurs dont l'activité s'épuise rapidement. La multiplication se continue par voie de karyokinèse. Chez l'adulte, les mitoses se rencontrent encore quelque temps après la métamorphose puis disparaissent. On ne connaît aucun organe hématopoiétique. En raison de l'abondance des noyaux en « *clepshydre* », de Selys-Longchamps suppose que le remplacement des vieilles hématies chez l'adulte âgé doit se faire par division directe. Et il donne une unique figure, d'ailleurs non démonstrative.

Précédemment, Cori (1890) avait cru pouvoir considérer les hématies de la *Phoronis* comme des cellules endothéliales libérées. De même, Ray Lankester avait montré que les cellules mésentériques des Echiurides renferment de l'hémoglobine, et admettait qu'elles peuvent se détacher pour constituer des hématies. Cuénot (1891 a, 1897) plaçait dans le rudiment d'appareil circulatoire que possèdent les Siponcles, le lieu de formation des jeunes hématies. Contrairement à Cuénot et d'accord avec Métalnikoff (1900) je n'ai pas constaté que les hématies contenues dans cet appareil fussent réellement plus petites que celles de la cavité générale. Elles ne m'ont pas paru présenter de caractères de jeunesse. Metalnikoff (1899, 1900) découvre chez *Sipunculus nudus* L., un organe lymphoïde développé sur la paroi de l'un des tubes de Poli et dont nous reparlerons dans un instant. Il y trouve, entre autres espèces cellulaires, des « cellules à protoplasma abondant ressemblant à des hématies ». Bien qu'il ne s'explique pas nettement à ce sujet, il semble donc bien admettre que les hématies se forment en ce point.

Il y aurait donc deux modes simultanés de multiplication des hématies : néoformation d'hématies dans l'appareil lymphoïde et division directe des hématies libres de la cavité générale.

J'ai examiné cet organe lymphoïde. J'y ai parfois rencontré des hématies, mais jamais de formes pouvant être considérées comme jeunes. Bien au contraire, la plupart semblaient avoir subi une dégénérescence déjà prononcée.

Mes observations sur le sang me permettent de penser que la multiplication des hématies se fait par division directe. Dans certains individus on ren-

contre un assez grand nombre de noyaux en biscuit. On peut retrouver tous les stades de l'amitose. Le noyau s'allonge, s'étrangle, et les deux noyaux filles s'éloignent l'un de l'autre bien avant que la division protoplasmique n'ait eu lieu. Ce dernier phénomène s'accomplit enfin.

L'écartement des noyaux différencie le phénomène de la division directe de la formation des noyaux bourgeonnants. Dans ce dernier cas, les noyaux filles ne se séparent pas totalement ou pour le moins restent au contact l'un de l'autre. Enfin, j'ai observé la division protoplasmique (fig. 21, p. 161).

D'ailleurs, il ne faut pas dissimuler que ce phénomène est peu actif, au moins dans les conditions habituelles. Les hématies en dégénérescence étant fort rares, il ne paraît pas indispensable qu'il acquière une grande intensité. Les hématies des Géphyriens sont des cellules complètes et leur dégénérescence ne semble pas devoir être aussi rapide que celle des hématies des Mammifères qui ne sont que des masses protoplasmiques dépourvues de noyau.

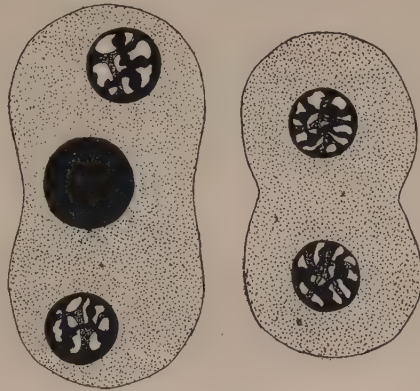


Fig. 21. — *Sipunculus nudus* L. — Deux hématies en voie de division directe.

LEUCOCYTES.

Historique. — À côté des hématies, on rencontre dans le sang des Géphyriens des leucocytes que tous les auteurs, depuis de Quatrefages, ont très sommairement signalés.

Du travail le plus complet (Cuénot, 1891 *a*) il résulte qu'on doit distinguer dans le sang des Sipunculides deux espèces de leucocytes: 1° des éléments amiboïdes bourrés de fines granulations; 2° des cellules mûriformes, beaucoup plus grosses, à protoplasma rempli de volumineuses sphérules albuminoïdes représentant vraisemblablement quelque produit de réserve. Le même auteur les examine de nouveau en 1900 et étudie sommairement leurs propriétés chromatiques. Cuénot (1891) pense que les cellules mûriformes représentent un stade d'évolution des cellules amiboïdes. Metalnikoff (1899) signale très sommairement ces deux espèces cellulaires.

Observations. — J'ai trouvé dans le sang des Sipunculides, non pas deux, mais trois espèces leucocytaires.

1° Des leucocytes hyalins (stades I et II).

2° Des leucocytes granulés (cellules amiboïdes à fines granulations de Cuénot).

3° Des cellules sphéruleuses (cellules mûriformes de Cuénot).

Leucocytes hyalins (stades I et II) (Pl. I, fig. 21). — Ils sont peu nombreux, mais on peut cependant toujours en rencontrer. Leur taille varie de 4 μ 16 à μ . Ils ne diffèrent les uns des autres que par l'abondance variable du cytoplasma. Les plus petits sont aussi les plus jeunes. Le noyau est gros et riche en chromatine. Ces cellules sont peu amiboïdes et peu phagocytaires.

Leucocytes granulés (Pl. I, fig. 23 et 24). — Plus grands que les précédents, ils atteignent 2 μ . Ils sont assez amiboïdes et phagocytaires, au moins tant qu'ils ne sont pas trop chargés de granulations. Leur noyau n'est bien visible que dans les cellules encore jeunes. Dans les autres, il disparaît au milieu des granulations. Il y a d'ailleurs tous les passages possibles entre les éléments précédents et les leucocytes granulés. La figure 23, Pl. I, représente un petit leucocyte granulé qui n'est guère plus volumineux qu'un leucocyte hyalin (stade I). L'apparition des

granulations se fait dans le sang car on y rencontre tous les états de développement.

Les granulations sont le plus souvent sphériques. Parfois cependant, elles semblent plutôt allongées comme le sont les fines granulations du sang des Scorpions.

Enfin, Ladreyt (1905), qui a également observé le passage des leucocytes hyalins aux granulés, décrit des phénomènes de dégénérescence chez ces derniers. Les leucocytes dégénérés sont phagocytés par les urnes.

Les réactions chromatiques des granulations ne manquent pas d'intérêt. Le seul auteur qui, à ma connaissance, les ait recherchées est Cuénot (1900). Traitées par le triacide, elles se colorent en rouge vif. Nous aurions donc affaire à des acido-philés. Les choses sont en réalité moins simples. Le tableau ci-dessous résume les résultats que j'ai obtenus.

COLORANT	COLORATION	REMARQUES
Triacide	Violacé à rouge vif.	} Selon la durée de la coloration ou de l'action de l'alcool.
Mélange C	Gris à jaune vif.	
Giemsa	Rose à violacé.	}
Éosine	Rose.	
Éosine-orange	Rouge cuivré.	}
Fuchsine acide	Rouge.	
Vert lumière	Vert.	}
Vert méthyle	—	
Thionine	Bleu.	}
Toluidine	—	
Unna	—	}
Dahlia	Violet.	

Ce tableau nous montre que les granulations des Siphonculides se colorent indistinctement par les colorants acides et par les colorants basiques. Ce sont donc des amphophiles. Mais cette conclusion est encore incomplète. Les colorants basiques se fixent avec beaucoup moins d'énergie que les acides. L'action de l'alcool les élimine assez vite. Plus instructif encore est l'emploi des mélanges colorants. Si l'on fait agir le triacide, on obtient d'abord une teinte rouge vif comme Cuénot l'avait vu. Si l'on prolonge la durée de la coloration, on passe peu à peu au violacé. La décoloration par l'alcool permet alors d'obtenir en sens inverse la même gamme de teintes successives. Le mélange C

et le Giemsa donnent des résultats analogues. Le pigment acide contenu dans les mélanges colorants se fixe donc tout d'abord et résiste plus longtemps aux agents décolorants que le pigment basique.

Nous pouvons donc conclure : Les granulations leucocytaires des Sipunculides sont des amphophiles à tendances acidophiles.

Cellules sphéruleuses. — Ces cellules sont beaucoup plus volumineuses que les précédentes. Elles sont sphériques et leur diamètre atteint 30 μ . chez *Phascolosoma* et seulement 12 à 15 μ . chez *Sipunculus* où elles sont d'ailleurs moins abondantes.

Malgré de minutieuses observations, je n'y ai pas vu de membrane. Elles ne sont ni amiboïdes (?), ni phagocytaires. Elles possèdent un petit noyau, excentrique, sphérique, peu riche en chromatine. Elles sont surtout remarquables par les énormes sphérules qui remplissent le protoplasma. Ces sphérules sont sphériques et très régulièrement disposées (cellules mûriformes des anciens auteurs).

Cuénot (1900) est, à ma connaissance, le seul auteur qui ait recherché les réactions chromatiques des sphérules. Traitées par le triacide, elles prennent une teinte violacée ; d'où il conclut que ce sont des neutrophiles ; comme pour les fines granulations les choses sont moins simples.

COLORANT	COLORATION	REMARQUES
Triacide.....	Violet à verdâtre.	} Selon la durée de la coloration ou de l'action de l'alcool.
Mélange C.....	Gris bleu à gris foncé.	
Giernsa.....	Rose à bleu.	
Éosine.....	Rose.	»
Éosine-orange.....	—	»
Fuch sine acide.....	Rouge.	Prend difficilement.
Vert lumière.....	Vert.	»
Thionine.....	Bleu violacé.	»
Toluidine.....	—	»
Unna.....	Violacé.	»
Dahlia.....	Violet.	»
Vert de méthyle.....	Bleu violacé.	»

L'examen de ce tableau nous révèle de suite que nous avons affaire, non à des neutrophiles au sens d'Ehrlich, mais à des amphophiles. Mais, à l'inverse de ce qui se passe pour les fines

granulations, la coloration par les teintures basiques est beaucoup plus aisée et beaucoup plus résistante à l'action décolorante de l'alcool.

Par contre, l'affinité est moins grande pour les teintures acides. L'orange les colore mais sans électivité spéciale, car le noyau est aussi fortement coloré qu'elles. Un mélange d'éosine et d'orange leur donne une teinte rose, nullement cuivrée, indiquant la prédominance de l'éosine, teinture notablement moins acide que l'orange. L'emploi des mélanges colorants fournit les mêmes résultats que dans le cas des fines granulations, mais en quelque sorte renversés. Le triacide donne d'abord une teinte violacée, puis, si l'on prolonge l'action, violette et enfin presque verte. Le vert de méthyle s'est donc fixé avec la plus grande énergie. L'alcool permet ensuite de repasser par la série inverse, mais avec plus de difficulté que dans le cas des granulations.

Une dernière propriété est à signaler. La coloration par le vert de méthyle, l'Unna, la thionine et même le bleu de toluidine donne une teinte, non pas verte ou bleue pure, mais au contraire quelque peu violacée (1). Le virage au violet n'est peut-être pas très intense, mais il est parfaitement net. La différence entre la teinte du noyau qui est d'un bleu ou d'un vert bien franc et celle des granulations saute aux yeux. Les grosses granulations présentent donc un certain degré de métachromasie. Cette propriété, d'ailleurs plus accentuée, est caractéristique des Mastzellen des Vertébrés et se produit précisément avec les mêmes réactifs.

En résumé, les grosses granulations sont des amphophiles, qui ont une affinité spéciale pour les couleurs acides et qui sont plus ou moins métachromatiques.

Nous avons vu que les granulations sont également amphophiles, mais ont plus d'affinité pour les couleurs acides. La différence entre les granulations et les sphérules se manifeste des plus nettement sur une même préparation. Après le triacide, les granulations sont rouge vif, les sphérules violacées; après

(1) Il convient d'ajouter que le virage est notablement plus accentué chez *Phascolosoma elongatu* Kef. que chez *Sipunculus nudus* L. J'ai étudié des préparations de sang fixées rapidement au liquide de Zenker.

l'éosine-orange les premières sont rouge cuivré, les secondes roses, etc., etc.

On a vu plus haut que, d'après Cuénot, les leucocytes granulés se transformeraient finalement en cellules sphéruleuses. Cet auteur considère, de plus, ces granulations comme formées par des substances de réserve. Je n'ai trouvé aucun organe formateur de cellules sphéruleuses. Jamais non plus on ne rencontre de cellules à sphérules en karyokinèse ni même en division directe. Reste donc l'hypothèse de Cuénot. Je n'ai fait dans cet ordre d'idées qu'une observation, malheureusement équivoque, chez *Phascolosoma elongata* Kef. Dans un individu de cette espèce j'ai trouvé des cellules d'apparence intermédiaire par leur taille, le volume et la colorabilité de leurs granulations. Mais on peut aussi bien conclure à dissolution progressive des granulations qu'à une transformation. D'autre part, dans un échantillon de *Sipunculus nudus* L., j'ai trouvé des cellules granulées de taille un peu inférieure à celle des cellules sphéruleuses. Elles étaient totalement bourrées de granulations basophiles. Je n'ai trouvé aucun intermédiaire entre ces cellules et les autres leucocytes. Elles ne semblaient pas, malgré que l'idée en vint naturellement à l'esprit, pouvoir être considérées comme un stade de développement des cellules sphéruleuses.

ORGANES LYMPHOGENES.

Historique. — Cuénot (1891 et 1897) pensait que les divers éléments de la cavité générale, leucocytes et hématies, devaient prendre naissance dans le rudiment d'appareil circulatoire ou appareil tentaculaire des Sipunculides. Chez la Bonellie (1891, 1897) il désignait, comme lieu de formation des leucocytes, la paroi glandulaire du vaisseau ventral et du vaisseau neuro-intestinal. Metelnikoff (1899, 1900) découvre sur la paroi d'un des deux tubes de Poli de l'appareil tentaculaire une petite glande qui lui paraît être lymphogène. Elle se compose d'un réseau fibrillaire, souvent peu visible, dans les mailles duquel on trouve : 1° des cellules ressemblant à des leucocytes qui constituent la masse principale du tissu ; 2° des cellules ressemblant à des hématies ; 3° des cellules pigmentaires qui

donnent à l'organe une teinte générale jaune brunâtre. Il comprend singulièrement le fonctionnement de cet organe. Il n'y signale pas de multiplication cellulaire, mais ne lui en attribue pas moins un double rôle lymphogène et hématogène. Les éléments nouvellement formés ne seraient pas libérés en détail par diapédèse. Quand le contenu de la glande serait mûr, la paroi de l'organe se déchirerait et toute la masse cellulaire, leucocytes et hématies, serait jetée, soit dans la cavité générale, soit dans le tube de Poli adjacent. Cette dernière alternative ne résout d'ailleurs rien du tout, car il faudrait ensuite expliquer comment les éléments passent du tube de Poli, qui fait partie de l'appareil tentaculaire, lequel est complètement clos, dans la cavité générale.

Ladreyt (1905) a sommairement étudié, mais avec plus de soin, la même question. D'après lui, le tube ventral est entièrement excréteur, le tube dorsal est seul lymphogène. Encore la région antérieure seule est-elle pourvue de cette propriété, la postérieure étant excrétrice. L'organe est recouvert par l'épithélium péritonéal. La substance propre n'est pas absolument compacte, mais parcourue d'espaces libres se réunissant du côté interne en un sinus. Dans la région la plus profonde, du côté de la lumière, le réseau conjonctif est très développé et dessine des mailles régulières. Il renferme de nombreux noyaux tous semblables, mais de deux dimensions, $5\ \mu$ et $2\mu,5$. Les plus petits résultent de la division *directe* des plus gros. Dans cette même région, à côté des éléments précédents, on trouve des lymphocytes peu riches en protoplasme au début, mais qui grossissent peu à peu jusqu'à acquérir la taille des jeunes amibocytes. Ils montrent de nombreux noyaux en division *directe*. Dans la région coelomique les lymphocytes et les amibocytes se tassent en un tissu d'apparence épithéliale. Quant à la région centrale, elle est essentiellement formée d'une masse de leucocytes.

Observations. — J'ai naturellement recherché l'organe lymphogène chez les Géphyriens que j'avais à ma disposition. Je l'ai trouvé dans tous les individus de *Sipunculus nudus* L. que j'ai examinés (huit). Mais je n'ai jamais rien observé de semblable chez *Phascolosoma elongata* Kef., dont j'ai étudié plus de

cinquante individus de toutes les tailles. Certainement il n'existe pas, au moins à l'état adulte.

La structure de l'organe de *Sipunculus* est à peu près celle que Ladreyt a décrite et figurée. Elle est nettement lymphoïde. Le stroma conjonctif, toujours facile à observer, même en l'absence d'une technique spéciale, est purement conjonctif et fibrillaire (Pl. II, fig. 75, *st.*). Jamais je n'ai pu observer de noyaux sur le parcours des fibres ou à leurs points de convergence. Le réticulum est relativement lâche au centre de l'organe et plus serré vers la périphérie où chaque maille est comblée par un seul élément.

Parmi les cellules qui bourrent les mailles du réseau (Pl. II, fig. 75, *c. l.*), les plus petites (cellules à petits noyaux de la région profonde et lymphocytes de Ladreyt) sont pour nous les formes les plus jeunes, les leucocytes hyalins au stade II. Nous n'adoptons pas le terme de lymphocyte qui est employé chez les Vertébrés avec un sens précis et dont les relations génétiques avec les autres leucocytes sont discutées. Les amibocytes de Ladreyt seront pour nous les leucocytes hyalins au stade II. Il existe tous les passages entre les deux espèces cellulaires.

D'après Ladreyt, la multiplication des éléments de la glande se fait par division directe. Les noyaux qui subissent cette division directe renferment des grains chromatiques centraux et des grains périphériques plus petits.

Les observations que j'ai pu faire ne concordent pas du tout avec ces données. Les noyaux des leucocytes au stade I, renferment non des granulations chromatiques, mais, au contraire, un filament pelotonné assez net. Les noyaux des leucocytes au stade II sont au contraire remplis d'un grand nombre de petits karyosomes. De plus, je n'ai jamais vu de division directe nucléaire, sauf un ou deux exemples. Dans six individus, au contraire, je n'ai pu trouver aucune trace de division cellulaire, ni directe, ni indirecte. Dans deux autres, j'ai observé quelques karyokinèses, assez rares à la vérité. Si les observations de Ladreyt sont exactes, il semble donc exister une certaine variété dans la structure et le fonctionnement de la glande lymphogène des Siponcles.

Cet organe est-il réellement lymphogène? Il possède la structure lymphoïde typique, ses éléments se multiplient plus ou moins activement, les éléments les plus évolués sont identiques aux leucocytes de la cavité générale. Il semble bien qu'on doive conclure par l'affirmative.

En terminant, nous risquerons une hypothèse : Ladreyt signale, d'accord avec Metalnikoff, l'absence de l'organe lymphogène sur le canal dorsal. Ce dernier est uniquement excréteur. Au contraire, Ladreyt ne signale pas de produits d'excrétion dans l'organe lymphogène du tube dorsal. Dans deux Siponcles j'ai rencontré cet organe évidé en quelque sorte en sa partie centrale et bourré en cette région de granulations évidemment excrémentitielles. De sorte que je me demande si la masse dégénérée du tube ventral ne représente pas, elle aussi, un organe lymphogène dégénéré. Mais ces glandes représentaient peut-être des organes larvaires ou d'extrême jeunesse dont l'importance irait en décroissant et qui finiraient par disparaître. Cette hypothèse expliquerait peut-être l'absence totale de ces organes chez *Phascolosoma elongata* Kef. Chez ces derniers, j'ignore totalement comment se fait la multiplication des leucocytes.

En résumé, le liquide cœlomique des Géphyriens (Sipunculides) renferme des hématies qui sont de vraies cellules imprégnées de pigment respiratoire. Le noyau présente certains caractères de dégénérescence commençante (pyknose). Elles se multiplient par division directe.

Les leucocytes, d'abord petits et hyalins (stades I et II), acquièrent des granulations amphophiles, mais avec affinités acido-philés. On trouve de plus des cellules sphéruleuses, bourrées de grosses granulations amphophiles avec tendance vers une basophilie métachromatique. Elles sont identiques aux mêmes cellules des Mollusques des Arthropodes, etc., et n'en diffèrent que parce qu'elles ne sont jamais fixées dans le tissu conjonctif.

Chez les Siponcles, mais non chez les Phascolosomes, la paroi des tubes de Poli, particulièrement du tube dorsal, se renfle en un organe lymphoïde dont le rôle lymphogène est probable, mais reste encore un peu douteux.

C. — Oligochètes.

Historique. — Les leucocytes que contient le liquide coelomique des Oligochètes ont été soigneusement examinés pour la première fois par Kükenenthal (1885). Les études successives de Cuénot (1891, 1898), de Rosa (1896, 1898), de Lim Boon Keng (1895), chez les Lombricides, de Benham (1901), chez les Acanthodrilides, enfin de de Bock (1901) et de Issel (1906) chez les Limicoles, nous ont fait suffisamment connaître les diverses espèces cellulaires qu'on rencontre dans le liquide coelomique. Ce sont :

1° Des amibocytes de petite taille à gros noyau et à longs pseudopodes lobés renfermant du glycogène et ayant des propriétés phagocytaires très développées; stade I (Cuénot); large hyalin cells de Lim Boon Keng; petits lymphocytes de Rosa;

2° Des amibocytes de plus grande taille à protoplasme bourré de granulations acidophiles; à pouvoir phagocytaire réduit; stade II (Cuénot); large granular cells de Lim Boon Keng; lymphocytes vasculaires de Rosa. Ce dernier avait confondu les granulations avec des vacuoles;

3° Des cellules plus petites à protoplasma plus ou moins bourré de granulations acidophiles. Ces éléments n'ont aucun pouvoir phagocytaire; stade III (Cuénot); small granular cells de Lim Boon Keng;

4° Des cellules identiques aux précédentes, mais en voie de désintégration; stades IV et V (Cuénot).

La description ci-dessus se rapporte surtout aux Lombricides. Cuénot, à qui nous l'empruntons, admet explicitement que les différentes espèces cellulaires dérivent les unes des autres (stades I à V).

Chez les Limicoles, d'une manière générale, de Bock décrit des amibocytes, mais ne signale pas de granulations. Issel (1905) après Schneider (1896), Goodrich (1896), Henneguy (1896), étudiant plus spécialement les Enchytréidés, signale des « lymphocytes », éléments amiboïdes contenant des granulations safranophiles qu'il semble vouloir rapprocher des inclusions des éléocytes (Voy. plus loin).

A côté de ces leucocytes proprement dits qui existent dans toutes les espèces, on trouve parfois d'autres formes moins constantes. Dans certains *Allobophora* (*A. fætida*, *rosea*, etc.), on rencontre d'assez grandes cellules renfermant un certain nombre d'inclusions sphériques que Rosa considère comme de nature adipeuse. Elles sont en effet solubles dans l'éther et le chloroforme. Cuénot (1898) remarque qu'elles ne noircissent pas par l'acide osmique et constate comme Rosa qu'elles se colorent par le vert de méthyle et le violet de gentiane après fixation histologique. Il reste donc bien un doute sur la nature de ces inclusions; la réaction négative de l'acide osmique n'exclut pas la nature grasseuse (les oléates seuls noircissent par l'acide osmique). D'autre part, il est fréquent de voir les inclusions adipeuses laisser après fixation des coques colorables. C'est Rosa (1896) qui a distingué les éléocytes pour la première fois. Les auteurs précédents les avaient confondus avec des chloragogènes. Benham (1901) les a retrouvés chez les *Acanthodrilides*. Dans *Allobophora rosea*, d'après Cuénot (1898), les éléocytes sont le résultat d'une évolution particulière des amibocytes non granulés. Il le prouve par une expérience ingénieuse. Si on injecte de l'encre de Chine à un *Allobophora*, on constate au bout de quelque temps que les éléocytes renferment des particules phagocytées. Or, les éléocytes ne sont pas phagocytaires. Donc un certain nombre d'amibocytes se sont transformés en éléocytes.

Rosa (1896) décrit dans *Allobophora rosea* des mucocytes, grosses cellules atteignant $100\ \mu$, non amiboïdes, d'aspect charné et à protoplasma acidophile. Elles dégénèrent très rapidement à l'air libre.

Enfin, Benham (1901) décrit dans les *Acanthodrilides* des cellules renfermant des vacuoles, des globules de graisse et des granulations verdâtres, et qu'il désigne sous le nom de lamprocytes, et de plus de singuliers éléments renfermant une vacuole contenant une sorte de corps réticulé. Les uns et les autres sont difficiles à interpréter.

Rosa (1896), puis Cuénot (1898) ont étudié le mode de multiplication des leucocytes. Le second de ces auteurs a vu les petits amibocytes se reproduire par mitose. Dans les amibo-

cytes de plus grande taille, il observait un grand nombre de noyaux doubles ou paraissant être en voie de division directe. Il admettait que la karyokinèse est suivie et complétée par une série d'amitoses.

Rosa (1896), qui avait également remarqué les noyaux polymorphes ou doubles, n'était pas de cet avis. Pour lui, cette fragmentation nucléaire n'est qu'une manifestation de la vie leucocytaire sans rapport avec la division cellulaire.

Enfin les amibocytes granulés arrivés au terme de leur évolution dégénèrent et disparaissent. Cuénot décrit les choses de la manière suivante : les amibocytes granulés les plus grands (stade III) diminuent peu à peu de taille, leurs granulations disparaissent progressivement, ou se fondent en une seule masse. Le noyau dégénère et la cellule est alors phagocytée.

Observations. — J'ai examiné uniquement des Lombricides, *Lumbricus rubellus* Hoff., *L. castaneus* Sav., *L. terrestris* L. (*L. herculeus* Dugès). Aucun d'eux ne possède d'éléments cavitaires autres que les leucocytes proprement dits.

L'évolution leucocytaire, telle qu'elle est admise par Cuénot, n'est qu'en partie exacte. A mon sens, voici comment on doit la comprendre.

1° *Leucocytes hyalins, stade I* (amibocytes au stade I de Cuénot). — Ils représentent la forme souche. Ils sont très phagocytaires et émettent de nombreux pseudopodes, malgré l'opinion de Rosa (1896) (Pl. II, fig. 2). En examinant le liquide cavitaire dans des conditions de rapidité qui ne laissent rien à désirer, on observe toujours une multitude de pseudopodes courts et pointus. On y observe parfois des mitoses, toujours très abondantes quand elles existent.

2° *Leucocytes hyalins, stade II* (amibocytes au stade II de Cuénot). — Ils proviennent très évidemment des précédents. Souvent on y voit des noyaux polymorphes ou des noyaux doubles (Pl. II, fig. 3). Je me range à l'opinion de Rosa contre Cuénot. Cette fragmentation nucléaire n'a rien à voir avec la division directe de la cellule que je n'ai jamais pu observer, et que Cuénot d'ailleurs n'a pas vue davantage. Comme les précédentes, ces cellules sont très phagocytaires (fig. 22, p. 173) et possèdent de nombreux pseudopodes. Certains ont des pseudopodes péta-

loïdes comme Rosa l'avait vu. D'autres ont des pseudopodes pointus. Les uns et les autres sont également normaux.

3° *Jeunes leucocytes granulés*. — Ce sont les petites cellules à granulations acidophiles de Cuénot que cet auteur considère comme étant déjà en voie de dégénérescence (Pl. II, fig. 3). Je ne vois pas les caractères de dégénérescence de ces cellules, tandis que je trouve tous les intermédiaires entre elles et les leucocytes au stade I. On rencontre fréquemment des éléments

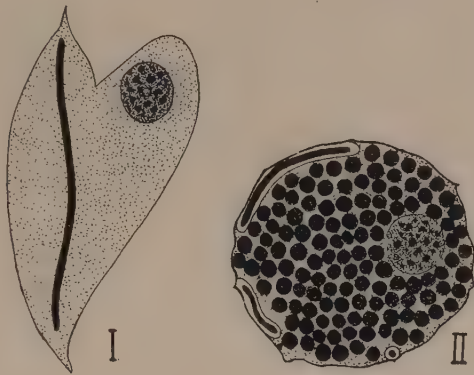


Fig. 22. — *Lumbricus herculeus* Sav. — Phagocytose des bactéries. I, leucocyte hyalin, stade II; II, leucocyte granulé.

parfaitement normaux n'ayant encore que quelques granulations. Les jeunes leucocytes granulés sont parfaitement capables de phagocytose, ce qui témoigne de leur vitalité.

4° *Leucocytes granulés adultes* (amibocytes de grande taille bourrés de granulations, stade III de Cuénot). — Ceux-ci dérivent évidemment des précédents par simple multiplication du nombre des granulations et accroissement corrélatif de la cellule. La taille définitive atteint et dépasse celle des leucocytes au stade II.

Le noyau des leucocytes granulés adultes est presque toujours sphérique et simple, rarement polymorphe ou double. Les granulés adultes sont, à l'inverse de l'opinion de Cuénot, parfaitement capables de phagocytose (fig. 22, p. 173).

Enfin je n'ai pu qu'avec peine rassembler quelques documents sur la désintégration des vieux globules. Tout ce que je puis dire, c'est que j'ai observé des noyaux pyknotiques dans un certain nombre de leucocytes appartenant à tous les stades.

En résumé, l'évolution des leucocytes des Lombricides est en quelque sorte double. La forme qui se multiplie par mitose est une petite cellule à protoplasme hyalin (stade I) qui peut donner naissance, d'une part à des grands leucocytes à noyau poly-

morphe ou double (stade II), d'autre part à des leucocytes granulés.

La réaction des granulations est, d'après Cuénot (1898), acido-phile. C'est exact. Le triacide les colore en rouge vif, cuivré, de même que le mélange C. Les couleurs acides se fixent facilement et avec une grande énergie ; les basiques refusent au contraire de les colorer. Je ne vois pas pourquoi, d'ailleurs, Cuénot (1898) prétend que ces granulations, quoique voisines des granulations acidophiles des Vertébrés, des Décapodes, des Orthoptères, des Isopodes, qu'il a lui-même découvertes, ne leur sont pas identiques. Aucune raison ne permet d'appuyer une telle conclusion.

Je n'ai fait aucune observation susceptible d'apporter quelque lumière sur le rôle des granulations chez les Oligochètes ; on doit signaler cependant que Issel (1905) remarque que les granulations safranophiles des leucocytes des Enchytréides ne paraissent varier ni de nombre, ni de forme, ni de grosseur avec l'état de maturité génitale. Chez les Lombrics j'ai toujours observé une variation très étendue dans le nombre des éléments granulés adultes. Mais cette variation reste jusqu'ici dénuée de signification, car je n'ai pu la rattacher à aucun facteur tant interne qu'externe, susceptible d'influencer les phénomènes nutritifs ou reproducteurs.

Organes lymphogènes. — Comme Cuénot l'affirmait (1898), les Lombrics n'ont pas d'organes lymphogènes. Les chloragènes n'ont rien à voir avec les leucocytes et ne leur donnent pas naissance (Rosa, 1898). Cependant, il est bon de remarquer que dans certaines conditions et en dehors de toute espèce d'action traumatique, les chloragènes peuvent se détacher en grande abondance, soit isolés, soit par bouquets. Ils peuvent arriver à former les deux tiers des éléments contenus dans la cavité générale. Ils disparaissent par phagocytose. Ce détachement admis par les anciens auteurs Leydig, Tumm, Vejdowsky, Kükenthal et Cuénot (1891, 1898), est nié par Willem et Minne (1900). Il est cependant exact. Quoi qu'il en soit, les chloragènes peuvent être mis en liberté dans la cavité générale, mais il ne se transforment pas en leucocytes proprement dits.

Il existe peut-être chez les Oligochètes des organes phagocytaires qui pourraient être également lymphogènes. Issel (1905), dans *Hentlea ventriculosa*, signale deux paires d'amas phagocytaires attachés à la paroi du corps. Mais d'après la description il ne semble pas qu'il y ait là des organes lymphogènes.

G. Schneider (1896) décrit des organes phagocytaires chez *Perichæta*. Il en signale chez les Lombricides, notamment dans le typhlosolis. Cuénot (1898) a montré que Schneider avait été trompé par des embolies locales. D'après lui, il n'y aurait chez les Lombrics que des amas leucocytaires accidentels et inconstants. En examinant à mon tour ces mêmes Lombricides, j'ai remarqué la fréquence des amas leucocytaires au voisinage des néphridies. J'y ai de plus observé assez souvent des karyokinèses. J'ai donc recherché l'existence d'un stroma réticulé qui, je puis l'affirmer, n'existe pas. Ces amas n'ont donc pas la structure lymphoïde; ce sont des accumulations purement mécaniques. Nous concluons donc avec Cuénot : Les Lombricides n'ont pas d'organes lymphogènes.

CHAPITRE V

ÉCHINODERMES

A. — Astérides.

LIQUIDE CŒLOMIQUE.

La composition histologique du sang des Astéries est des plus simples. Cuénot (1887, 1891) a décrit l'unique espèce cellulaire qu'on y trouve, des leucocytes très amiboïdes à protoplasma vaguement granuleux, souvent rempli de petits grains d'un pigment jaune. Ces cellules sont fort altérables; elles émettent au moment de leur agonie de longs pseudopodes filamenteux qui s'anastomosent avec ceux des cellules voisines en formant une sorte de plasmodium, propriété commune d'ailleurs à tous les Échinodermes et à d'autres Invertébrés. Il existerait aussi (Cuénot, 1891 *b*) quelques rares « corpuscules mûri-formes » incolores analogues à ceux des Oursins.

Le noyau, normalement unique, est parfois multiple.

Cuénot (1901) figure un certain nombre de ces leucocytes polynucléaires et un stade d'amitose nucléaire.

Les leucocytes des Astérides ont sans doute un rôle important dans l'excrétion ; Cuénot (1901) a montré qu'ils absorbent le carminate d'ammoniaque injecté dans la cavité générale. A l'état normal d'ailleurs beaucoup d'entre eux sont bourrés de grains jaunes évidemment de nature excrétrice. Durham (1888, 1891), puis Chapeaux (1893) ont fait voir qu'il existe une diapédèse normale et très active à travers le tégument. D'autre part, les leucocytes chargés de produits d'excrétion s'accumulent dans les branchies malgré une active diapédèse à ce niveau. Ils déterminent sans doute une irritation qui se traduit, comme Durham l'a constaté, par l'autotomie de l'organe. Il y a là un remarquable processus d'épuration.

Toutes ces cellules sont très phagocytaires. Très fréquemment, on y trouve, soit des vacuoles, soit des inclusions acidophiles ou basophiles.

J'ai étudié : *Asteracanthion rubens* L., *Asterias glacialis* O. F. Müll., *Echinaster sepositus* Müll., *Luidia ciliaris* Phil., *Astropecten aurantiacus* L.

Je n'ai à peu près rien à ajouter aux données acquises.

Signalons cependant une variation dans la taille des leucocytes (Pl. I, fig. 2-6). Les plus petits et les plus jeunes ont un cytoplasma moins granuleux et beaucoup moins acidophile que les gros. Les noyaux multiples y sont beaucoup moins fréquents que dans les globules de taille moyenne. Les plus gros possèdent presque toujours plusieurs noyaux. Les petits leucocytes sont peu activement amiboïdes car ils se laissent fréquemment capturer par les gros. Ici encore, par conséquent, il paraît possible de distinguer deux stades successifs : leucocytes hyalins, stades I et II. En un mot, les leucocytes de petite taille nous semblent constituer la forme de jeunesse, les gros la forme évoluée.

J'ai rencontré, comme Cuénot (1901), un assez grand nombre de noyaux compacts, sans structure, très chromophiles, par conséquent en voie de dégénérescence pyknotique (Pl. I, fig. 4).

J'ai rencontré également quelques cellules « mûrifformes » à granulations basophiles, que Cuénot (1891) avait déjà aperçues.

Elles sont extrêmement rares et je ne sais si on doit les homologuer aux mêmes éléments des Oursins et Holothuries.

On trouve parfois dans le liquide cœlomique des fragments cellulaires que Hoffmann avait décrits comme des éléments normaux. Dans *Echinaster sepositus* Müll., j'ai rencontré assez souvent des fragments ovoïdes ou fusiformes, striés longitudinalement, analogues à ceux qu'on rencontre si fréquemment chez les Annélides et qui ne sont autres que des fragments musculaires. Ils sont naturellement destinés à être phagocytés (fig. 23, p. 177).



Fig. 23. — *Echinaster sepositus* Müll. et Tr. Leucocyte ayant phagocyté un débris de fibre musculaire.

ORGANES LYMPHOÏDES. — MULTIPLICATION DES LEUCOCYTES.

La question des organes lymphogènes des Astéries a été très agitée. Rappelons pour mémoire le rôle lymphogène attribué aux vésicules de Poli, et aux corps de Tiedemann (Cuénot, Hoffmann, Ludwig, Hamann, etc.). Cette conception a dû être abandonnée. Mais il était permis d'hésiter sur le rôle de la glande ovoïde.

Dès 1874, Ed. Perrier rectifiait les erreurs de Tiedemann, de de Greff, de Hamann, etc., qui faisaient de la glande ovoïde, qui un cœur, qui une branchie, etc., et affirmait la nature glandulaire de cet organe. Le même auteur (1886) a montré que la glande ovoïde de jeunes individus d'*Asterias Hyadesi* Ed. Perr. est un foyer de production d'éléments anatomiques dont certains constituent les leucocytes. Enfin, c'est Ed. Perrier qui a donné à l'organe qui nous occupe le nom bien expressif de *corps plastidogène*. Cuénot (1887, 1891) admettait sans restriction la nature lymphogène de la glande ovoïde. Il a dû changer d'opinion plus tard (1897, 1902). Avec les auteurs allemands (Ludwig, Hamann), il décrit la structure de cet organe de la manière suivante : un axe conjonctif ramifié et spongieux recouvert par l'épithélium cœlomique. Dans les mailles de cet axe se trouvent de nombreuses cellules libres identiques

aux amibocytes de la cavité générale. Beaucoup d'entre elles sont bourrées de produits d'excrétion. La présence des amibocytes devait faire penser à un rôle lymphogène. Mais on n'y observe pas de multiplication cellulaire active.

Ce n'est donc pas un organe lymphogène.

La question pouvait paraître définitivement jugée. Mais Russo (1902) dans un mémoire que je n'ai pu lire, et qui fut publié dans un recueil peu répandu, prétend que la glande ovoïde d'*Astrophyton* (Ophiuride) est tout à la fois lymphogène et excrétrice et que ces deux fonctions s'exercent par des parties différentes de l'organe (1).

J'ai personnellement prélevé la glande ovoïde dans un certain nombre d'individus appartenant à cinq espèces d'Astéries, au total, trente-sept individus. J'ai pratiqué des coupes dans toutes ces pièces. On y rencontre beaucoup de leucocytes dont certains ont un noyau en division directe. Ces noyaux en amitose sont aussi rares que dans le liquide cœlomique. On pourrait, il est vrai, supposer que l'activité de la glande consiste en poussées successives plus ou moins espacées. Il serait étonnant que sur un grand nombre d'individus, de plusieurs espèces différentes, récoltées à diverses époques de l'année, le hasard ne m'ait jamais mis en présence d'une de ces poussées.

La glande ovoïde des Astéries adultes n'est donc pas un organe globuligène, au moins dans les circonstances habituelles.

Rien ne s'oppose d'ailleurs à ce que les choses se comportent différemment à l'état de jeunesse (Voy. Ed. Perrier, 1886).

Une question se pose de suite. Comment se reproduisent les leucocytes? Remarquons la nécessité d'une multiplication très active. Il se produit par diapédèse et par autotomie des branchies, une dépense constante et très importante de leucocytes. Il est donc de toute nécessité que de nouvelles cellules viennent incessamment remplacer les éléments éliminés. Or, il n'y a pas d'organe globuligène; il n'y a pas de karyokinèse dans les éléments libres. Mais on observe de nombreuses divisions nucléaires

(1) Je ne connais ce travail que par les recueils bibliographiques. Le *Zoological Record* (1903) dit textuellement : « ventral half forms amoebocytes, dorsal half is a lacunar system ».

directes. Ce phénomène peut-il se compléter par une fragmentation protoplasmique.

Dans les préparations de sang fixées et colorées, on peut observer de nombreux exemples de division protoplasmique. La totalité de ces exemples intéressent des leucocytes de taille moyenne. La plupart ne sont que des artifices de préparation. On a le plus souvent affaire à deux cellules partiellement fusionnées et on peut encore voir trace de la dualité primitive. Nous savons avec quelle facilité les expansions des cellules sanguines des Échinodermes peuvent s'anastomoser. Mais on rencontre parfois des exemples qui paraissent indiscutables (Pl. I, fig. 3). La continuité de substance entre les deux moitiés de l'élément semble parfaite. L'observation du liquide coelomique frais ne donne pas les résultats qu'on en pourrait attendre. Les cellules s'altèrent très vite. On retrouve assez facilement des éléments en bipartition apparente. Mais il est encore plus difficile que dans le cas de préparations colorées de déterminer à quel genre de phénomène on a affaire.

En *résumé*, les éléments figurés du liquide coelomique des Astéries sont des simples leucocytes peu riches en protoplasme quand ils sont jeunes et dépourvus de granulations.

L'accroissement cytoplasmique s'accompagne d'une fragmentation nucléaire normale. Nous admettrons enfin avec un léger reste de doute que cette fragmentation nucléaire peut se compléter dans les globules de moyenne taille par la bipartition protoplasmique et que c'est par ce processus que se multiplient les leucocytes. Cependant ce phénomène est si peu actif que je ne puis m'empêcher de penser qu'il doit y avoir de temps à autre une rénovation importante. Je ne serais pas étonné qu'un exemplaire favorable permit à un observateur plus heureux que moi de constater la présence de nombreuses divisions dans les plus jeunes leucocytes, qu'ils soient libres, ou contenus dans la glande ovoïde.

La dégénérescence des vieilles cellules débute par le noyau et se fait suivant le mode pyknotique.

B. — Échinides.

LIQUIDE CŒLOMIQUE.

Historique. — Geddes (1880) est le premier auteur qui ait donné une description des diverses espèces de leucocytes qui se rencontrent dans le sang des Oursins. On y trouve : 1° des corpuscules blancs à protoplasma granuleux pourvus de pseudopodes filiformes et ramifiés (sphères de granules) ; 2° des cellules à long cil vibratile, sans doute détachées de l'épithélium péritonéal ; 3° des formes intermédiaires entre les deux précédentes. La présence de ces formes intermédiaires résolvait la question de la multiplication des leucocytes (inexactement d'ailleurs) ; 4° des corpuscules brun acajou déjà découverts par Erdl en 1842 ; 5° des sphères de granules jaune verdâtre particulièrement abondantes dans les vaisseaux de la paroi intestinale et dans les poches ambulacraires. Ces derniers éléments seraient destinés à se transformer en corpuscules acajou. D'après Geddes, les cellules à pseudopodes dégénèrent assez vite dans le sang extravasé. Leurs prolongements se multiplient, s'allongent, s'anastomosent d'une cellule à l'autre en formant une sorte de plasmodium. C'est ce qui constitue la pseudo-coagulation du sang des Oursins. Que la coagulation du sang des Échinodermes consiste uniquement en ce phénomène, c'est ce qui n'est pas certain. La formation d'un plasmodium n'en reste pas moins démontrée. C'est cette curieuse propriété qui permet aux Oursins d'obturer rapidement les petits trous qu'on pratique dans leur test.

Prouho (1887), dans son étude sur *Dorocidaris papillata*, étudie les globules du sang avec un certain soin. Il y trouve les mêmes éléments que Geddes ; mais il décrit de plus des corpuscules amiboïdes contenant des granulations, plus fines que celles des globules mûriformes (il désigne sous ce nom les sphères de granules de Geddes).

Cuénot (1891 *a*) reprend encore la question. Il décrit les mêmes éléments : amibocytes, corpuscules acajou, corpuscules mûriformes, globules vibratiles. Mais, de plus, il émet quelques hypothèses sur le rôle des leucocytes. Les mûriformes provien-

draient des amibocytes. Chez *Strongylocentrotus lcidus* Lam., et *Echinus acutus* Lam., ils paraîtraient se développer dans un amibocyte aux dépens d'une portion seulement de sa substance. (Cette apparence doit résulter presque sûrement d'un phénomène de phagocytose.) A l'état jeune, les granulations sont réfringentes et distinctes. Plus tard, elles deviennent au contraire peu visibles. Leur nature est albuminoïde. Ce sont vraisemblablement des produits de réserve, destinés à être transportés dans tous les tissus. Ces éléments mûrifomes se rencontrent en effet partout, comme Prouho et d'autres l'avaient déjà signalé.

En 1897, le même auteur insiste particulièrement sur le rôle phagocytaire et excréteur des amibocytes.

Enfin, dans un travail très étendu, Saint-Hilaire (1898) étudie les cellules migratrices de la paroi intestinale des Ourins, au sujet desquelles il passe en revue les différents éléments qu'on rencontre dans le sang.

Sur des coupes fixées et colorées, il distingue les espèces suivantes :

- 1° De petites cellules d'apparence lymphocytaire ;
- 2° Des cellules à granulations neutrophiles (réactif de Biondi) ;
- 3° Des phagocytes, assez grosses cellules arrondies possédant un ou plusieurs noyaux ;
- 4° Des cellules à grosses sphérules rouges ;
- 5° Des cellules à granulations vertes qui sont des cellules rouges dégénérées ;
- 6° Des leucocytes finement granulés et très altérés, et d'autres à noyau bien conservé et à granulations plus grosses, basophiles au réactif de Biondi et à l'éosine-bleu de méthylène. Elles sont incolores à l'état frais (cellules blanches). Elles représenteraient des stades de développement des cellules neutrophiles.

Seules, les cellules désignées sous le nom de phagocytes et qui sont dépourvues de granulations jouissent du pouvoir phagocytaire. Les cellules granulées blanches, jeunes ou âgées, en sont totalement dépourvues.

Les diverses cellules sanguines se retrouvent dans tous les tissus et notamment dans la paroi de l'intestin où Frenzel (1892) les avait déjà étudiées. On y retrouve notamment des cellules

rouges et des cellules granuleuses basophiles, qui paraissent correspondre aux leucocytes granuleux du sang. Mais, après fixation, coupe et coloration, les globules sanguins contenus dans la paroi du tube digestif ne ressemblent plus du tout à ce qu'ils sont dans le sang frais. Saint-Hilaire étudie donc soigneusement l'action des réactifs sur la platine du microscope.

Sous l'influence de l'acide acétique et de l'acide osmique les granulations pigmentées des cellules rouges sont dissoutes. Il reste dans la cellule un réseau acidophile. Les granulations des cellules incolores sont au contraire respectées.

Il conclut, malgré quelques différences, à l'identité des cellules, du sang et des cellules migratrices de la paroi intestinale.

Saint-Hilaire a fait quelques expériences dans le but de déterminer le rôle des cellules migratrices de l'intestin. Il a fait jeûner des Étoiles de mer et les a nourries ensuite d'albumine, d'émulsion de jaune d'œuf, d'émulsion grasseuse. Les variations du nombre des cellules granulées ne dépassent pas dans ces conditions les oscillations normales. Il semble cependant que le jeûne prolongé provoque une accumulation de cellules migratrices qui s'amassent à la base des cellules épithéliales. Par injection de substances nutritives dans la cavité générale on n'obtient guère que des modifications dégénératives (apparition de vacuoles, etc.).

L'élément souche des cellules blanches serait un élément d'apparence lymphocytaire à gros noyau, pauvre en protoplasma et pourvu de fines granulations neutrophiles. Ces granulations changeraient donc de propriétés chromatiques en vieillissant. Quant aux jeunes cellules rouges, ce sont de petites cellules déjà pourvues de nombreuses granulations colorées.

La composition chimique des granulations des cellules blanches est complexe. On y trouverait une substance albuminoïde insoluble dans l'alcool et une lécithine soluble, au contraire, dans l'alcool. Les sphérules rouges sont plus complexes encore. Elles se composeraient d'un pigment, d'une substance grasse d'un albuminoïde colorable, enfin d'une lécithine. Le pigment rouge a été désigné par Mac Munn sous le nom d'échinochrome. Il croyait à un pigment respiratoire. Saint-Hilaire n'admet pas ce rôle respiratoire ; il croit de plus que la substance étudiée

par Mac Munn n'est pas identique au pigment des cellules rouges car il y a entre elles deux d'importantes différences de solubilité.

Observations. — J'ai étudié : *Paracentrotus lividus* Lam., *Echinus melo* Lam., *Echinus sphæra* Ag., *Echinus acutus* Lam., *Echinus miliaris* Blv., *Spatangus purpureus* Lesk.

Les différentes espèces leucocytaires du liquide cœlomique des Oursins sont, comme on l'a vu, assez bien connues. Nous les désignerons suivant notre terminologie :

1° Leucocytes hyalins, stade I (petites cellules lymphocytaires et peut-être (?) cellules à granulations neutrophiles de Saint-Hilaire).

2° Leucocytes hyalins, stade II (phagocytes de Saint-Hilaire). Ce sont les plus volumineuses des cellules dépourvues de granulations. Ils renferment un noyau sphérique ovoïde ou en forme de biscuit ou même plusieurs noyaux. La division directe nucléaire est ici encore un caractère général de l'évolution leucocytaire.

3° Cellules sphéruleuses (cellules blanches de Saint-Hilaire, cellules mûriformes de Prouho, Cuénot) (Pl. I, fig. 15 et 16). Ce sont des cellules assez volumineuses, dépourvues de membrane, à noyau généralement invisible. Le protoplasma est bourré de nombreuses sphérules de grosseur moyenne, très serrées les unes contre les autres. Leur réaction chromatique est amphophile ; mais elles montrent une affinité particulière pour les colorants basiques. La plupart des auteurs ont en effet remarqué qu'elles se colorent comme les noyaux. Ce n'est pas tout à fait exact. Dans le triacide et le Giemsa elles prennent une teinte verdâtre ou bleue. Elles se colorent très bien dans l'Unna, le bleu de toluidine, etc. Mais on peut les teindre sans difficulté avec le mélange C (col. noirâtre), la fuchsine acide, l'éosine et même l'orange.

Je ne sais pas exactement ce que Saint-Hilaire décrit comme cellules à granulations neutrophiles. Ce sont peut-être des leucocytes au stade I. Je n'ai rien vu de tel dans des préparations bien fixées et colorées. Je n'ai pas non plus trouvé de termes intermédiaires entre les cellules sphéruleuses et les leucocytes

Je n'ai pas spécialement étudié les cellules rouges.

ORGANE LYMPHOÏDE.

Cuénot (1891 *b*) considérait les vésicules de Poli (mieux nommées corps de Tiedemann) comme lymphogènes. Chez les Cidaridiens l'anneau lacunaire oral tout entier se transformerait en organe producteur de leucocytes. Il a de lui-même renoncé à ces interprétations.

La glande ovoïde a trouvé de nombreux partisans. E. Perrier (*Traité de Zoologie*, fasc. II) la désignait depuis longtemps sous le nom de corps plastidogène. Köhler, Hamann, Prouho, Cuénot, etc., ont successivement admis l'idée d'un rôle lymphogène de cet organe. Hamann mettait cependant en évidence le rôle excréteur de la glande ovoïde. On a par la suite, peu à peu renoncé à considérer cet organe comme lymphogène.

Cuénot (1897) déclare inconnue l'origine des globules sanguins des Oursins.

A vrai dire, la structure de l'organe ovoïde devait amener naturellement à l'idée d'un organe lymphogène (Pl. I, fig. 77). Cet organe est constitué par un axe conjonctif spongieux purement conjonctif dont les mailles sont bourrées d'éléments semblables à ceux de la cavité générale. Mais une certaine hésitation pourrait cependant se produire sur ce dernier point.

Cuénot (1897), par exemple, figure des cellules étoilées. Sur des préparations bien fixées, au Lindsay, au Zenker acétique ou mieux encore au Dekhuysen, on peut s'assurer de l'identité des cellules contenues dans les mailles de la glande ovoïde et des leucocytes au stade I (comp. Pl. I, fig. 14 et fig. 77, *c. l.*). Les cellules étoilées figurées par Cuénot me paraissent être altérées par les réactifs. Ces leucocytes au stade I représentent les éléments propres de l'organe. Les cellules rouges, les cellules sphéruleuses, qu'on rencontre dans la glande, sont évidemment immigrées. Beaucoup de cellules renferment des cristaux et autres produits d'excrétion. Ces dernières sont souvent un peu plus volumineuses que les autres.

L'ensemble a donc une structure lymphoïde. Mais la glande ovoïde est-elle lymphogène? J'ai examiné une vingtaine de glandes appartenant à cinq espèces. Je n'ai jamais pu observer la moindre karyokinèse ni division directe authentique. Dans

ces conditions, il y a lieu de révoquer en doute, avec Cuénot, le rôle lymphogène de la glande ovoïde.

Saint-Hilaire propose une autre solution. D'après lui, les leucocytes prennent naissance aux dépens de l'épithélium péritonéal. Certains éléments tombent dans la cavité générale et se transforment en leucocytes. D'autres pénètrent dans les parois du tube digestif. Qu'elles soient libres dans le cœlome ou contenues dans l'épithélium intestinal, les cellules y subiraient une même évolution aboutissant à la formation de granulations et de sphérules. Mais les différences de conditions évolutives expliqueraient les quelques dissemblances observées par Saint-Hilaire entre les cellules libres du cœlome et les cellules migratrices de l'épithélium intestinal.

La description de Saint-Hilaire me paraît insuffisante, et surtout ses figures non démonstratives. Je n'ai d'ailleurs jamais rien vu de semblable.

Comment donc se multiplient les leucocytes? J'ai vainement recherché un organe lymphogène; vainement, j'ai recherché des karyokinèses dans les leucocytes libres. Peut-être une fragmentation protoplasmique peut-elle suivre la division nucléaire directe? Mais je n'ai rien vu qui me permette de l'affirmer.

Il est trop évident que le sang des Oursins et, d'une manière générale, des Échinodermes qu'on a l'occasion d'examiner, n'est pas en voie de rénovation. J'ai essayé inutilement de provoquer ce phénomène, soit par soustraction d'une partie du liquide, que je remplaçais par de l'eau de mer, soit par injection abondante d'encre de Chine. Je pense que si l'on avait chance de tomber sur un exemplaire favorable, on observerait des divisions dans les plus petits leucocytes (stade I) et aussi dans la glande ovoïde. Car il n'y a, *a priori*, aucune raison de supposer que les leucocytes de la glande, au moins ceux qui ne sont pas trop chargés de produits d'excrétion, resteront inertes, quand ceux de la cavité générale entreront dans une phase de multiplication.

C. — Holothurides.

Historique. — La composition du sang des Holothuries ressemble assez à celle des Oursins. Hérouard (1889), Cuénot (1891 *a* et *b*) résument les faits de la façon suivante :

1° Des amibocytes à longs pseudopodes, très nombreux; beaucoup renferment de petits granules réfringents jaune d'or; quelques-uns en sont fortement bourrés;

2° Les corpuscules mûriformes absolument bourrés de grosses sphères albuminoïdes. On observe tous les passages entre les amibocytes et les corpuscules mûriformes. Ces deux espèces d'éléments se trouvent, non seulement dans le liquide cavitaire, mais encore dans tous les tissus. Ils sont tous très amiboïdes, même les corpuscules mûriformes, de sorte qu'on les rencontre jusque dans l'épithélium intestinal. Les globules albuminoïdes représentent une substance de réserve qui est utilisée dans les tissus. D'après Cuénot, les corpuscules mûriformes éclatent et mettent les sphérules albuminoïdes en liberté.

Knoll (1893) a recherché l'action des substances colorantes sur les sphères des corpuscules mûriformes; c'est dire qu'il les assimile, au moins implicitement, aux granulations d'Ehrlich. Le mélange triacide les colore en rouge cuivré. Il remarque de plus que l'acide osmique les brunit légèrement.

Observations. — J'ai étudié : *Holothuria nigra* Gm., *Cucumaria Planci* Marenz., *Stichopus regalis* Cuv. On rencontre chez les Holothuries des leucocytes proprement dits, stades I et II, des cellules sphéruleuses (mûriformes) et de plus des leucocytes granulés que Knoll, si l'on s'en rapporte aux caractères chromatiques qu'il a observés, a dû apercevoir.

Il est remarquable de constater, à l'inverse de ce que nous ont montré les Oursins et les Astéries, la rareté des noyaux multiples ou sensiblement étirés (*Holothuria nigra* Gm., *Cucumaria Planci* Marenz.). *Stichopus regalis* Cuv. en possède cependant quelques-uns.

Les leucocytes granulés se rencontrent dans *Holothuria nigra*, *Stichopus regalis* Cuv. Dans la première de ces Holothuries (Pl. I, fig. 18 et 19) sont de l'ordre de grandeur des leucocytes, stade I. Il y a tous les passages entre le leucocyte hyalin, la cellule ne renfermant que quelques granulations et celle qui en est bourrée. Les granulations semblent diminuer un peu de volume à mesure qu'elles s'accroissent de nombre. Il ne faut pas perdre de vue cependant que leur diamètre est un peu variable. Elles sont purement acidophiles, prennent une belle

teinte orangée cuivrée dans le triacide et ne se colorent pas par l'Unna ni le vert de méthyle. Certains éléments pourraient être considérés à première vue comme des stades jeunes des cellules mûriformes. Je crois qu'il n'en est rien. Il y a tous les passages avec les leucocytes granuleux typiques. Il n'y en a aucun avec les cellules mûriformes.

Stichopus regalis possède aussi des leucocytes granulés (Pl. I, fig. 11 à 13). Ils sont notablement plus grands que les plus grands leucocytes au stade II; mais il y a tous les passages. Ils paraissent assez activement amiboïdes malgré leur surcharge granulaire. Les granulations sont sphériques, peu volumineuses, très nombreuses. Elles sont parfaitement basophiles, on peut les colorer facilement par toutes couleurs basiques, mais très difficilement ou pas du tout par les couleurs acides. C'est le seul exemple de granulations réellement basophiles que j'aie rencontré parmi les Invertébrés.

Chez *Cucumaria Planci* Marenz., je n'ai pas trouvé de leucocytes granuleux (examinés en juin, octobre, janvier).

Par contre, des cellules sphéruleuses se trouvent chez *Cucumaria Planci* Marenz. *Holothuria nigra* Gm., mais manquent chez *Stichopus regalis* Cuv. (examiné en juin). Ce sont d'assez grosses cellules (25 μ env.), sphériques ou ovalaires (Pl. I, fig. 17), à noyau le plus souvent invisible. Les sphérules, grosses, nombreuses, pressées les unes contre les autres, remplissent la totalité du corps protoplasmique. Je n'ai trouvé aucun terme intermédiaire entre les leucocytes proprement dits et les cellules mûriformes. Ce que Cuénot (1891 a) et Hérouard (1889) ont sans doute pris pour tels sont vraisemblablement des leucocytes granulés, de petite taille et pourvus de quelques grosses granulations seulement.

Les sphérules se colorent facilement par toutes les couleurs basiques et prennent une teinte bleu violacé dans le triacide et le Giemsa. Mais on peut, sans aucune difficulté, les teindre par toutes les couleurs acides, l'éosine, le vert de méthyle, la fuchsine acide, l'orange G. Elles sont donc amphophiles, mais avec affinités basophiles particulièrement marquées, exactement comme celles des Oursins. Jamais je n'ai vu de granulations hétérochromatiques.

Enfin on trouve chez *Holothuria nigra* Gm., en très faible quantité, chez *Cucumaria Planci* Marenz., en grande abondance, des hématies véritables chargées d'hémoglobine, dont je ne puis rien dire, sinon que ce sont des disques aplatis possédant une membrane, nullement amiboïdes et pourvus d'un noyau de petite taille peu riche en chromatine. J'ai cherché vainement leur origine.

Cuénot (1891 *a* et *b*), après Hérouard (1894), regardait les vésicules de Poli comme des organes lymphogènes. Les éléments de l'épithélium se seraient détachés pour donner naissance à de nouveaux amibocytes. Cuénot a d'ailleurs renoncé à cette idée.

Dans *Cucumaria Planci* Marenz., il existe un organe lymphoïde compact qui consiste en un renflement bourré de cellules de la lacune marginale externe situé au point où elle se jette dans l'anneau lacunaire oral. Dans *Holothuria impatiens* Gm. l'anneau oral tout entier devient spongieux (Cuénot, Hérouard). Ces dispositions sont parfaitement réelles, mais ces formations ne peuvent être considérées comme lymphogènes. J'ai examiné tout cela surtout dans *Cucumaria Planci*. Je n'y ai pas trouvé trace de multiplication cellulaire.

Enfin les organes arborescents ou « poumons » ont été considérés par Hérouard (1889) puis plus récemment par Bordas (1899), comme lymphoïdes. Les lacunes qui creusent les parois de l'organe renferment une grande abondance de leucocytes. Mais il n'y a là qu'une simple accumulation cellulaire, non retenue par un stroma, analogue à celle qu'on peut voir dans toutes les lacunes du corps; d'autre part, il n'y a pas de multiplication cellulaire. Les poumons des Holothuries ne sont donc pas des organes lymphogènes.

Comment se reproduisent les leucocytes? Peut-être par division directe, car je n'ai pas trouvé un seul exemple de mitose, tandis qu'on observe parfois des noyaux doubles. Il m'a semblé, à l'examen du sang frais, voir un certain nombre de divisions directes authentiques, au stade de la fragmentation protoplasmique. Sur préparations fixées et colorées, on observe bien quelques apparences d'amitoses, mais en conscience on ne peut rien conclure, car les leucocytes sont extrêmement altérables.

En *résumé*, le sang des Holothuries offre à considérer : 1° des leucocytes hyalins, stades I et II dont le noyau généralement sphérique, devient rarement polymorphe ;

2° Des leucocytes granulés acidophiles ou basophiles qui ne paraissent pas exister dans toutes les espèces ;

3° Des cellules sphéruleuses amphophiles avec affinités basophiles très prononcées.

Le mode de multiplication des leucocytes reste obscur. Il ne paraît pas y avoir d'organes lymphogènes.

CHAPITRE VI

SPONGIAIRES

Historique. — Les Spongiaires ont des tissus mésodermiques extrêmement développés où se trouvent des cellules migratrices complètement analogues à des leucocytes. Les unes sont dépourvues de granulations et sont comparables aux leucocytes hyalins des autres Invertébrés, les autres sont au contraire bourrées de sphères albuminoïdes et peuvent être rapprochées des cellules sphéruleuses.

Ce sont ces dernières sur lesquelles nous voulons présenter quelques remarques. Elles ont reçu d'innombrables noms dont l'un des plus connus est celui de cellules sphéruleuses. Pour nous, qui les croyons homologues aux cellules sphéruleuses des autres Invertébrés, nous retiendrons cette dénomination.

Elles ont été soigneusement étudiées par Cotte (1903), dont le travail renferme l'histoire de la question. Elles sont amiboïdes sur le vivant et absorbent parfois des corps étrangers, par exemple les grains de charbon. Les sphérules sont insolubles dans le xylol et le chloroforme, les acides minéraux et l'acide acétique, mais éclatent sous l'action de l'eau distillée. On doit sans doute, d'après Schultze, Ijima et Sollas, admettre que les sphérules sont de nature albuminoïde. Selon les observations des auteurs, il y aurait des sphérules acidophiles, d'autres basophiles et d'autres encore amphophiles.

Cotte, qui étudie soigneusement la question, montre que chez *Reniera simulans* Nardo fixée au formol et *Reniera fistulans*

Nardo fixée au sublimé acétique les sphérules adultes se colorent comme les noyaux. Elles sont au contraire acidophiles quand elles sont jeunes et le redeviennent quand elles sont tout à fait âgées. Les granulations en voie d'élimination ne se colorent plus par l'Unna, par exemple, mais prennent l'éosine. Fait remarquable, on observe souvent, dans une même cellule, des sphérules se colorant différemment. Après coloration par l'Unna on peut observer des sphérules d'un bleu clair disséminées au milieu de sphérules colorées en bleu foncé.

Dans *Suberites domuncula* Nardo les sphérules seraient particulièrement éosinophiles, de même que dans *Burberis vermicularis*. Elles seraient safranophiles dans *Spongilla lacustris* L.

Ces cellules sphéruleuses existent d'ailleurs aussi chez les Calcaires. Dans *Clathrina clathrus* Bow. elles se colorent en verdâtre par le carmin picriqué après l'action de l'acide osmique (Minchin, 1890).

D'après Cotte, on trouve parfois dans les cellules amiboïdes des granulations colorables. Il admet donc que les cellules sphéruleuses, prennent naissance aux dépens des cellules amiboïdes par développement de sphérules dans leur protoplasma. Minchin est du même avis.

Quant au rôle des cellules sphéruleuses, il est encore obscur. Iijima, puis Cotte auraient vu une clasmatose des cellules sphéruleuses. On trouverait des sphérules libres dans la substance fondamentale (Cotte). D'autre part, la cellule sphéruleuse tout entière pourrait se jeter dans les canaux en traversant la couche de pinacocytes, ou simplement y égrener ses sphérules.

Ces phénomènes rappellent la clasmatose de Ranvier, l'essaimage des granulations de Audibert (1902) et de Jolly (1898).

D'après Cotte, les cellules sphéruleuses éprouvent des modifications quand la nutrition est défectueuse ou quand l'éponge souffre d'une manière quelconque. Des individus de *Reniera simulans* Nardo ayant séjourné trois heures dans de l'eau de mer chargée de charbon pulvérisé montraient beaucoup moins de sphéruleuses intactes qu'à l'ordinaire. Un grand nombre d'entre elles étaient en voie de dégénérescence.

Les sphéruleuses sont donc des cellules glandulaires élaborées.

rant des produits utilisés, soit à l'intérieur par clasmatose, soit à l'extérieur par essaimage des granulations dans les canaux.

Accessoirement, elles peuvent avoir dans certains cas un rôle particulier. D'après Topsent (1891), les organes perforateurs des Clones sont leurs cellules sphéruleuses. D'après Loisel (1898), les sphéruleuses de *Reniera* peuvent donner naissance à des fibres.

Observations. — J'ai examiné seulement quelques Éponges. *Sycon ciliatum* Liebk., *Cathrina clathrus* Bow., *Tethya lynceurium* Lam., *Suberites domuncula* Nardo, *Halichondria panicea* Flem. Les résultats concordant assez bien avec ceux de Cotte, je n'ai pas jugé utile de pousser les recherches plus loin. Au surplus, je n'avais en vue que de vérifier l'assimilation qui me semblait déjà presque évidente entre les cellules sphéruleuses des Éponges et les mêmes cellules des autres Invertébrés.

Les Éponges ont été fixées immédiatement après leur sortie de l'eau, sans aucun délai. Plusieurs fois, je les ai fixées au moment même de la pêche, comme le recommande Minchin pour les Calcaires. Les Éponges sont extrêmement fragiles et ces précautions ne sont pas inutiles, comme on le verra plus loin. J'ai utilisé le Zenker faiblement acétique et l'acide osmique à 1 p. 100. J'ai inclus au collodion ou à la parafine. La première méthode est préférable.

Les cellules sphéruleuses de *Tethya lynceurium* Lam. sont assez grosses. Leur aspect général, mûriforme, rappelle de suite les cellules sphéruleuses des autres Invertébrés. Il ne paraît pas y avoir de membrane. Le noyau est assez petit et compact (pyknotique?). Les granulations sont assez grosses (4μ), sphériques et peu serrées.

Les caractères chromatiques des sphérules sont résumés dans le tableau ci-dessous.

Il résulte de suite que ces granulations sont amphophiles. Elles ont d'ailleurs une affinité peut-être plus prononcée pour les teintures basiques. La coloration à l'Unna, au bleu de toluidine est extrêmement énergique; le triacide, le Giemsa donnent respectivement du violet et du bleu. Mais il est non moins vrai qu'on peut les teindre sans difficulté par les couleurs acides.

COLORANT	COLORATION	REMARQUES
Triacide.	Violet bleuâtre.	»
Mélange C.	Brunâtre.	»
Hématoxyline.	Violet.	»
Unna.	Bleu franc.	Résiste fortement à à l'alcool.
Toluidine.	Bleu.	—
Vert de méthyle.	Vert.	—
Éosine-orange.	Rose.	»
Fuchsine acide.	—	»
Toluidine-éosine-orange.	Du bleu au rose.	Selon la durée de la dé- coloration par l'alcool.

Cotte n'était donc qu'à moitié dans le vrai quand il affirmait qu'à l'état adulte elles se teignaient comme les noyaux.

Il est parfaitement exact, comme Cotte l'avait remarqué, qu'on rencontre assez souvent des sphérules hétérochromatiques, c'est-à-dire des sphérules qui se colorent différemment de la majorité de celles qui les entourent. Ce fait est bien visible dans les préparations à l'Unna, au bleu de toluidine-éosine-orange, et surtout au mélange C.

Dans ce dernier cas, les granulations ordinaires sont brunâtres, les hétérochromatiques jaunes. Dans une préparation à l'éosine-orange les hétérochromatiques sont jaunes, les autres sont roses. Les hétérochromatiques se caractérisent donc par une moindre affinité vis-à-vis des couleurs basiques ou peu acides (Unna, induline, éosine) et, ce qui revient au même, par une électivité plus grande pour les couleurs les plus acides (aurantia, orange G).

L'aspect général de l'élément, la grosseur des granulations, leurs réactions colorantes, la présence de granulations hétérochromatiques (Voy. *Gastéropodes*) rappellent de suite ce que nous avons déjà trouvé chez les Mollusques, les Arthropodes, les Géphyriens. Il y a cependant une différence. Les sphérules des Spongiaires ne sont pas métachromatiques. Mais ce caractère n'est pas constant chez les autres Invertébrés.

Quant à la clasmotose et à l'assaimage des granulations, je n'y crois pas plus ici que dans les autres cas. Jamais je n'ai rencontré ces apparences dans des fragments d'Éponges fixés sans délai au sortir de l'eau et inclus au collodion. Je les ai vues

quelquefois dans des préparations fixées avec quelque retard et dans un individu de *Tethya* ayant séjourné plusieurs mois dans un aquarium. Les coupes avaient été faites à la paraffine. Je ne saurais donc voir dans la clasmotose et l'assaimage décrits par Cotte et précédemment par Topsent autre chose que le résultat d'une altération des tissus.

Le rôle des cellules sphéruleuses n'en devient pas plus évident. Cotte rapporte que *Reniera simulans* maintenue trois heures dans l'eau de mer, tenant de la poudre de charbon en suspension, renferme alors beaucoup de cellules sphéruleuses en dégénérescence. Après ce que nous avons dit de l'altérabilité des Éponges, cette expérience devient suspecte. Cellules de réserve? C'est possible, mais nous ne saurions être plus affirmatif que dans le cas déjà obscur des autres Invertébrés.

La seule conclusion que nous retiendrons ici, c'est l'assimilation indiscutable des sphéruleuses avec les cellules de même nom, que nous avons décrites dans les autres groupes.

CHAPITRE VII

HYDRAIRES

Qu'il soit naturel de chercher chez les Éponges l'analogue du leucocyte des autres Invertébrés, rien de plus évident. Mais il semble paradoxal de trouver chez les Hydraires des éléments comparables à ces cellules sphéruleuses que nous avons déjà décrites tant de fois. Il en est cependant ainsi.

Tous les auteurs qui ont étudié les Hydraires ont observé dans l'ectoderme des cellules de forme plus ou moins arrondie et dont le protoplasma est bourré de sphérules régulières. Déjà Allmann (1872) puis Fraipont (1879) et Claus (1881) les avaient vues. Ce dernier les considérait comme étant de nature glandulaire. Ce fut l'opinion généralement adoptée, notamment par Mereschowsky (1882), par Jeckeli (1883), etc.

Cependant, de Varenne (1882) avait fait une observation remarquable. Il avait vu ces éléments se déplacer, d'un mouvement amiboïde, entre les cellules ectodermiques, propriété plutôt singulière pour une cellule glandulaire.

Enfin récemment, Billard (1904) les a étudiées avec quelque

soin. Elles n'existent que chez les Calyptoblastes. Il en a rencontré dans les genres *Obelia*, *Campanularia*, *Sertularia* et *Plumularia*. Elles existent dans toute l'étendue de la colonie, mais jamais dans les Méduses. Elles sont localisées exclusivement dans l'ectoderme. Elles sont particulièrement abondantes à l'extrémité des stolons où elles sont quelquefois si nombreuses qu'elles se touchent et forment une assise continue.

Elles ne sont pas toutes semblables. Dans *Obelia dichotoma* L., *O. geniculata* L., *Campanularia angulata* Hiks. et *Plumularia echinulata* Lamk., il y en a de deux sortes. Les unes renferment de grosses, les autres de fines granulations. Il semble exister, du reste, tous les passages entre les deux espèces. Dans *C. flexuosa* Hiks., *Ob. longissima* Pall. il n'y a que de fines granulations; dans *Sertularia primula*, de grosses seulement.

Les sphérules sont solubles dans l'eau distillée, les acides à 1 p. 100, insolubles dans les alcalis à 1 p. 100, l'alcool, le chloroforme, le xylol.

Leur nature est douteuse. Elles ne sont pas minérales, la réaction de la murexide est négative. Elles sont altérées par la fixation histologique. Si la fixation est longue, elles sont dissoutes et la cellule ne présente plus qu'un réticulum. Si la fixation est courte, elles sont respectées. On peut alors les teindre par l'hématoxyline au fer, par la cochenille et par le carmin aluné. Après fixation par l'alcool elles se colorent par l'orange G, la fuchsine acide, la safranine, le violet de gentiane; le vert lumière prend mal, l'éosine et la thionine ne prennent pas. L'Unna ne leur communique qu'une coloration verte assez faible.

Quant à leur rôle, Billard pense qu'elles ne sont pas formées d'une substance de réserve, car elles n'ont pas disparu dans les tissus complètement épuisés. Elles seraient plutôt excrétrices, car elles sont spécialement abondantes aux points où la vie très active (extrémité des stolons) doit être la source d'abondants produits d'excrétion.

J'ai examiné ces éléments dans *Obelia geniculata* L. et j'ai acquis la conviction qu'on doit les assimiler aux cellules sphéruleuses des autres Invertébrés.

Tout d'abord, j'ai refait l'observation de Billard et de de Varenne. Ces cellules sont amiboïdes; elles changent lente-

ment de forme et peuvent se déplacer entre les cellules de l'ectoderme. Ce sont des éléments migrants en quelque sorte étrangers au milieu de l'épithélium.

La dissolution des sphérules par les acides étendus est un caractère que nous avons déjà mentionné au sujet des Scorpionides. L'effet des fixateurs, variable suivant leur durée d'action, s'explique par la solubilité dans les acides étendus de la substance des sphérules, même préalablement coagulée. D'ailleurs, nous avons vu quelque chose d'analogue chez les Scorpions. Avec du sublimé non acétique en solution dans l'eau de mer, on les fixe très bien sans aucune dissolution, quelle que soit la durée d'action du réactif.

Sur coupes ainsi pratiquées et sur rameaux entiers fixés au formol ou à l'alcool, j'ai vérifié les réactions chromatiques faites par Billard. Le triacide les colore en bleu verdâtre, le Giemsa en bleu violacé. Toutes les couleurs basiques les teignent avec la plus grande facilité, même l'Unna (contre Billard). De plus, elles absorbent également toutes les couleurs acides, y compris l'éosine, malgré l'opinion de Billard. Ce sont des amphophiles à affinités basophiles très développées.

Donc, l'aspect général de la cellule amiboïde, la réaction chromatique des granulations, nous permettent de considérer ces éléments comme homologues des cellules sphéruleuses des autres Invertébrés.

Ces éléments n'existent sans doute pas seulement chez les Hydraires. J'ai cependant les avoir recherchés vainement chez les Actinies (*Actinia equina* L., *Sagartia parasitica* Couch.), de même que chez les Acalèphes (*Rhizostomum* sp?, *Lucernaria auricula*). Cependant Billard signale qu'elles existeraient chez les Siphonophores. Willem (1894) les figure dans les palpons d'*Apolemia uvaria*, et Schaeppi (1898) dans *Forskalia Edwardsi*. Hamann (1883) en a peut-être vues dans un Acalèphe, *Nausithoe punctata*.

Quant à leur rôle, il est aussi obscur que dans le cas des autres Invertébrés. Je ne crois pas que les sphérules soient de nature excrémentitielle. La cellule n'a aucunement l'aspect d'une cellule excrétrice; la disposition régulière des granulations fait bien plutôt penser à un produit de sécrétion. La vérité est que nous manquons d'éléments d'appréciation.

TROISIÈME PARTIE

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

On trouvera, à la fin de chaque chapitre, un court résumé des principaux résultats fournis par chaque groupe. Nous voulons simplement ici, mettre en relief les conclusions générales qui se dégagent de cette étude.

Nous aurons successivement à envisager : la cellule lymphoïde, le tissu et les organes lymphoïdes.

CELLULE LYMPHOÏDE

Nous examinerons les questions suivantes : 1° Diverses espèces de leucocytes, leur évolution. 2° Comparaison avec les Vertébrés. 3° Granulations leucocytaires. 4° Nature et rôle des granulations. 5° Propriétés physiologiques des leucocytes. 6° Origine et évolution histologiques et physiologiques de la cellule lymphoïde.

1° Diverses espèces de leucocytes. — Leur évolution.

Nos observations permettent de *compléter* et de *généraliser* à tout le groupe des Invertébrés les notions acquises à la suite des travaux de Cuénot et de Bruntz. Dans tous les groupes, l'évolution leucocytaire suit très exactement les mêmes voies (schéma, fig. 24).

a. *Leucocytes hyalins au stade I* (Pl. I, fig. 35, 56 ; Pl. II, fig. 2, 32, 68). — Les cellules les plus jeunes sont toujours de petite taille, les plus petites de toutes les cellules leucocytaires. Qu'elles soient libres ou rassemblées en un organe lymphogène, elles présentent le même gros noyau sphérique à nombreux et volumineux karyosomes, la même bordure cytoplasmique mince et souvent un peu basophile. On y observe parfois un nucléole (Scorpionides, Insectes) (Pl. II, fig. 32, 41).

Toujours on y rencontre des mitoses (Pl. II, fig. 69). La multiplication par division directe, si elle existe (Voy. *Sipunculides*), me paraît fort exceptionnelle. C'est la multiplication des leucocytes au stade I, qui est l'origine essentielle des nou-

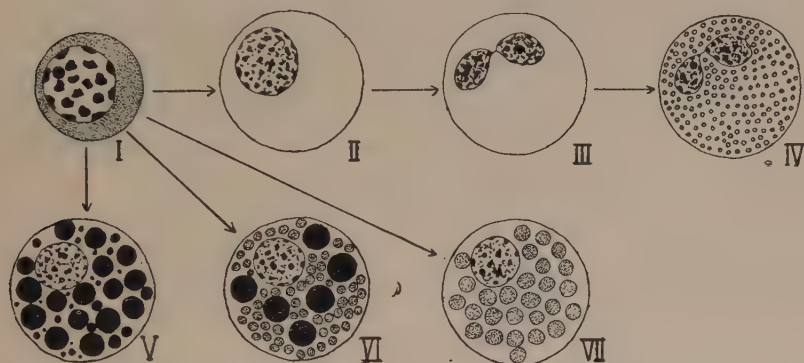


Fig. 24. — Schéma de l'évolution des leucocytes des Invertébrés. I, leucocyte hyalin, stade I; II, leucocyte hyalin, stade II à noyau sphérique; III, leucocyte hyalin, stade II à noyau polymorphe; IV, leucocyte granulé; V, cellule adipeuse; VI, cellule adipo-sphéruleuse; VII, cellule sphéruleuse.

veaux leucocytes, destinés à remplacer les éléments dégénérés et disparus. Les autres formes leucocytaires n'ont, à ce point de vue, qu'un rôle beaucoup plus effacé.

b. *Leucocytes hyalins au stade II.* — La cellule précédente grandit par croissance du corps cytoplasmique. La basophilie protoplasmique, si elle existait, disparaît et fait place à une franche acidophilie. Le noyau subit très fréquemment une évolution caractéristique. Le nombre des karyosomes augmente, et leur taille diminue. Dans son ensemble, le noyau se déforme, se recourbe en fer à cheval ou s'étire en biscuit. Il prend donc l'apparence du noyau polymorphe des Vertébrés. Fréquemment, il se divise en deux ou trois parties (Pl. I, fig. 2-6; Pl. II, fig. 4, et 58 à 61). Ces phénomènes sont si généraux qu'on doit y voir un caractère de l'évolution leucocytaire. Trompés par ces apparences, les auteurs avaient admis à l'unanimité la division directe de la cellule tout entière. Sans nier que ce phénomène soit possible, nous le croyons très exceptionnel. Par contre, il n'est pas rare de rencontrer des mitoses (Pl. I, fig. 39). D'ailleurs la division des éléments au stade II, quel que

soit le procédé par lequel elle s'effectue, ne prend qu'une très faible part à la multiplication leucocytaire.

Dans les Gastéropodes, l'évolution des leucocytes s'arrête ici. Encore avons-nous observé une exception, la Paludine, chez qui on trouve quelques leucocytes granulés (Pl. I, fig. 69 à 71). Chez les Insectes, sauf les Orthoptères et les Pseudonévroptères, les leucocytes ne dépassent pas non plus le stade II. Les Astérides sont dans le même cas. Chez les Céphalopodes au contraire, au moins chez l'adulte, les stades précédents sont supprimés. Le suivant est réalisé d'emblée (Pl. I, fig. 79).

c. *Leucocytes granulés* (Pl. I, fig. 24, 27, 41; Pl. I⁵, 16, 44). — Des granulations de nature albuminoïde se développent alors dans le protoplasma des leucocytes. Elles deviennent extrêmement nombreuses et finissent par combler totalement le corps cellulaire, cachant souvent le noyau. Ce dernier diminue généralement de volume; sa chromatine a tendance à s'agglomérer en un certain nombre de masses, dont la forme, le volume et la position sont variables. En un mot, le noyau perd cette ordonnance régulière qui caractérisait les stades précédents. Je n'ai jamais trouvé de nucléole. L'apparition des granulations ne se produit pas nécessairement dans les plus grands leucocytes au stade II ou dans ceux dont le noyau est le plus évolué. De sorte qu'on peut trouver, côte à côte, des leucocytes granulés à noyau sphérique et d'autres à noyau polymorphe ou double (Pl. I, fig. 12 et 13). Dans certains cas même (Oligochètes), elle débute toujours avant que le noyau ait commencé à se modifier (Pl. II, fig. 2 à 5). Les leucocytes granulés se multiplient parfois par mitose (Pl. I, fig. 42).

Les granulations sont généralement acidophiles ou amphophiles avec affinités acidophiles; rarement (Glycériens) elles sont plus basophiles qu'acidophiles. Elles sont le plus souvent sphériques, parfois aussi bactériiformes (Pl. II, fig. 36). Leur taille n'est jamais très élevée.

d. *Cellules adipeuses*. — Dans un certain nombre de cas (Ascidies) les leucocytes au stade II se chargent de graisse qui se dépose dans le protoplasma sous forme de gouttelettes réfringentes (fig. 3 et 4, p. 37 et 38).

e. *Cellules sphéruleuses*. — Chez les Mollusques (sauf Cépha-

lopodes), les Crustacés, les Arachnides, les Échinodermes (Holothuries et Oursins), les Spongiaires et même les Hydraires, on trouve des cellules bourrées de grosses granulations ou sphérules bien différentes des précédentes (Pl. I, fig. 15, 16, 20, et Pl. II, fig. 34, 35, 65). Leur taille est assez élevée, leur noyau petit, leur protoplasme bourré d'énormes sphérules albuminoïdes, très régulières dont la réaction est toujours amphophile avec affinités basophiles. Certaines sont plus ou moins métachromatiques.

Ces éléments font en général partie du tissu conjonctif (Mollusques et Crustacés). Mais sous des influences diverses, ils peuvent passer dans la circulation (Crustacés). Dans les Géphyriens, les Échinodermes et les Scorpions ils existent normalement dans le liquide cœlomique. Chez les Éponges ils font partie du mésoderme dont ils ne sortent pas. Chez les Hydraires, ils restent cantonnés dans l'ectoderme.

Leurs rapports génétiques avec les leucocytes proprement dits, quoique vraisemblables, restent encore douteux.

Les sphérules des Crustacés décapodes ont été considérées par Cuénot, comme étant formées d'une substance de réserve. Le même auteur, par contre, chez les Mollusques, et Bruntz, chez les Crustacés, admettent que ces cellules sphéruleuses sont des éléments excréteurs. Elles excrètent en effet le carminate d'ammoniaque injecté dans la cavité générale. Quoi qu'il en soit, je ne pense pas que les sphérules puissent représenter un produit d'excrétion normal, comme l'idée en vient si naturellement. Elles n'en ont aucun des caractères. Elles sont totalement incolores, elles n'ont aucune apparence cristalline ou concrétionnée. Au contraire, elles donnent la réaction de Millon et prennent tous les réactifs colorants. Il est juste d'ajouter que tout ne s'oppose pas à ce que la cellule sphéruleuse doive être considérée comme excrétrice. Mais je crois que les sphérules ne peuvent pas être considérées comme le produit d'excrétion normal. Je pense plutôt que ce sont des formations de même nature que les granulations leucocytaires.

Ajoutons que, selon les observations de Bruntz chez les Crus-

tacés, les miennes chez les Scorpions (fig. 13, p. 113), les cellules sphéruleuses sont phagocytaires (1).

Les cellules sphéruleuses ne me semblent donc être que des leucocytes, d'une taille élevée et d'un aspect remarquable. Alourdis par leur surcharge albuminoïde, elles restent habituellement cantonnées dans le tissu conjonctif.

On peut vraisemblablement les comparer aux Mastzellen des Vertébrés. Comme elles, ce sont des cellules à grosses granulations basophiles et métachromatiques. Les Mastzellen de la moelle osseuse du Cobaye ont exactement la réaction ampho-basophile métachromatique des cellules sphéruleuses. Les unes et les autres restent volontiers fixées dans le tissu conjonctif. On sait que les Mastzellen sont rares dans le sang, qu'elles ne se mettent en mouvement qu'avec difficulté. Ce n'est, en effet, qu'exceptionnellement qu'on peut observer des Mastzellen-leucocytoses.

f. *Cellules adipo-sphéruleuses (Annélides), cellules adipeuses (Insectes)*. — Ces éléments concentrent les caractères des deux catégories précédentes (Pl. I, fig. 72 et fig. 15, p. 136). Ce sont de gros éléments sphériques limités par une membrane mince. Le noyau est relativement petit. Le corps cytoplasmique est bourré de globules graisseux volumineux et de sphérules albuminoïdes très nombreuses. Leur réaction est acidophile ou ampho-acidophile. Chez les Annélides, où ces cellules existent, elles sont toujours libres dans le liquide cœlomique. Par contre, les cellules adipeuses des Insectes sont toujours fixes comme les cellules sphéruleuses et agglomérées en un tissu qui ne se dissocie que dans des conditions très spéciales (métamorphose).

Je n'ai pu démontrer d'une manière péremptoire, que les cellules adipo-sphéruleuses des Annélides proviennent des leucocytes. Je crois cependant que cette filiation peut être considérée comme assez probable (Pl. I, fig. 73 à 76). En ce qui concerne les Insectes, les données encore un peu vagues qu'on possède sur le développement du corps adipeux tendent à faire admettre une communauté d'origine entre les leucocytes et les

(1) D'où le nom de *néphrophagocytes* que Bruntz a donné aux cellules sphéruleuses des Crustacés.

cellules adipeuses. Ce seraient deux formes évolutives divergentes d'un même élément embryonnaire.

Les cellules adipo-sphéruleuses n'ont pas leur analogue chez les Vertébrés.

g. *Dégénérescence des leucocytes* (Pl. I, fig. 6 ; Pl. II, fig. 18, 51, 69, 70). — Elle se fait toujours par pyknose suivie de karyorhexie, c'est-à-dire par contraction de la masse chromatique nucléaire en une seule masse fortement colorable, qui ne tarde pas à éclater en fragments. Ce phénomène intéresse des leucocytes à tous les stades, mais surtout les jeunes leucocytes au stade I, après une période de division active. On le constate aussi dans les éléments les plus âgés, granulés ou non. Parfois, on voit les granulations s'agglomérer en une masse unique, mais ce phénomène n'est pas absolument lié à la dégénérescence nucléaire (Pl. II, fig. 11). Les leucocytes dégénérés sont ensuite phagocytés.

2° Comparaison avec les Vertébrés.

On discute encore encore sur certains points de l'évolution des leucocytes des Vertébrés, spécialement chez les Mammifères. Rien n'est plus remarquable cependant que le parallélisme qui existe entre les Mammifères et les Invertébrés au point de vue de l'évolution de leurs leucocytes.

On peut admettre comme démontré (schéma fig. 25) que l'évo-

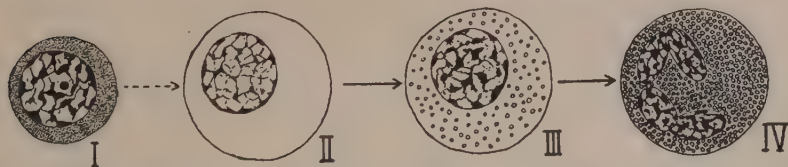


Fig. 25. — Évolution des leucocytes des Vertébrés. I, lymphocyte; II, mononucléaire; le passage du lymphocyte au mononucléaire est discuté; III, mononucléaire renfermant quelques granulations (cellule de passage); IV, leucocyte granulé.

lution des granulés des Vertébrés se fait à partir d'une cellule à noyau sphérique (*mononucléaire*) dans le protoplasma de laquelle apparaissent des granulations qui augmentent progressivement de nombre jusqu'à remplir totalement le corps cellu-

laire. Pendant ce temps, le noyau s'est allongé, étiré en bissac ou séparé en plusieurs masses restées réunies les unes aux autres par un filament mince et peu visible. C'est un noyau polymorphe. Le leucocyte prend alors le nom, d'ailleurs impropre, de polynucléaire ou mieux de *leucocyte à noyau polymorphe*. La description que nous venons de faire pourrait s'appliquer presque point pour point aux Invertébrés. Ces derniers nous montrent de plus qu'il y a indépendance entre la formation des granulations et la fragmentation nucléaire.

Les deux phénomènes sont souvent dissociés. Les Gastéropodes, les Astéries par exemple ont des leucocytes non granulés à noyau double ou tout au moins en forme de bissac. Il est fréquent, d'autre part, de trouver des cellules granulées à noyau sphérique (Pl. I, fig. 2 à 6 ; Pl. II, fig. 43 et 44).

La cellule ainsi surchargée de granulations n'a pas cependant perdu tout pouvoir reproducteur. Les mitoses sont fréquentes dans les cellules granulées des Vertébrés. Jolly (1900) les a étudiées dans la moelle des os. Drzewina (1905) dans le rein du Triton en a rencontré de fort nombreuses. On en observe fréquemment chez les Invertébrés.

Les détails du phénomène sont entièrement comparables. Chez les Vertébrés, comme chez le Triton, la Salamandre (Siedlecki) et les Mammifères, les granulations se portent vers la périphérie de la cellule dès les premiers stades de la division, laissant au centre un espace clair plus ou moins volumineux occupé par la figure achromatique et par les chromosomes. Elles semblent fuir la région active du protoplasme, car jamais elles ne pénètrent dans la région occupée par le fuseau, sauf au début de l'étranglement protoplasmique où elles se répandent uniformément dans les deux cellules filles. Il en est exactement de même chez les Invertébrés (Pl. I, fig. 42 ; Pl. II, fig. 40).

Il n'y a donc aucune raison pour considérer les leucocytes granulés comme arrivés au stade ultime de leur évolution, encore moins, comme des cellules en voie de dégénérescence ainsi que l'ont pensé beaucoup d'auteurs qui se sont occupés des Invertébrés. D'après Jolly, la mitose peut même intéresser des granulés à noyau polymorphe : nouvelle preuve que cette déformation nucléaire n'a rien à voir avec une dégénérescence. Mais

je n'ai pas eu l'occasion d'observer le fait chez les Invertébrés.

Les leucocytes granulés peuvent donc se multiplier par deux processus :

1° Apparition de granulations dans des cellules hyalines ;

2° Division mitotique des leucocytes déjà granulés.

Nous avons vu avec quelle généralité se rencontre le noyau polymorphe. Quelle est la signification de cette disposition spéciale. Les auteurs qui se sont occupés des Invertébrés ont à la presque unanimité admis une division directe des leucocytes. Quoi de plus naturel ? Ces noyaux étirés, en forme de biscuit ou même complètement fragmentés en deux masses, appellent infailliblement l'idée d'une amitose. Cependant je crois devoir repousser cette interprétation. Il est possible qu'une segmentation protoplasmique complète dans certains cas la fragmentation nucléaire. J'ai même constaté ce fait positivement (Pl. I, fig. 7 et 8). Mais c'est très exceptionnel. Les auteurs n'ont précisément presque jamais observé la *fragmentation protoplasmique*, seule caractéristique de la division directe. Chez les Vertébrés, il subsiste également un doute sur la réalité de l'amitose des leucocytes. Elle y est certainement rare, exceptionnelle. Cependant les noyaux polymorphes sont fort nombreux. En faut-il plus pour faire comprendre que la déformation et la fragmentation nucléaires qui sont l'origine des noyaux polymorphes multiples ne sont pas nécessairement le premier acte de la division directe du leucocyte ?

Deux opinions principales partagent les histologistes au sujet des relations génétiques des diverses formes leucocytaires des Vertébrés. D'après Ehrlich et son école, on peut établir deux grandes séries : 1° une série *myélogène* dont la forme souche est une cellule à gros noyau unique, le *mononucléaire*. Cet élément donne naissance d'abord à des *formes de passage* caractérisées par la présence dans leur protoplasma de quelques granulations, puis aux *leucocytes granulés* proprement dits. Ce mononucléaire prend naissance dans la moelle des os : d'où le nom de série myélogène ; 2° une série *lymphogène* qui est originaire des ganglions lymphatiques. La forme typique est le *lymphocyte*, petite cellule à gros noyau sphérique et à mince bordure cytoplasmique basophile.

Cette théorie *pluraliste* a sa contre-partie dans une théorie *uniciste* d'après laquelle il n'existe qu'une seule série leucocytaire. La forme souche est le lymphocyte (schéma fig. 25, p. 201). L'hiatus entre cette cellule et le mononucléaire est comblé par des types intermédiaires. En ce qui concerne les Ichthyopsidés, M^{re} Drzewina dit explicitement : « Dans presque tous les cas que j'ai étudiés on est en présence d'une série ininterrompue de stades intermédiaires entre un lymphocyte et un mononucléaire : on passe insensiblement d'un élément à noyau arrondi et à cytoplasma presque nul à un élément dont le noyau présente en apparence les mêmes caractères et dont le cytoplasme est fort bien développé ». Il semble que, dans ces derniers temps, la théorie uniciste ait gagné du terrain.

Duboscq, au sujet des Chilopodes, paraît admettre quelque chose d'analogue à la théorie pluraliste, puisque, d'après lui, le sang de la Scolopendre renfermerait, d'une part des lymphocytes prenant naissance dans des organes spéciaux et, d'autre part, des leucocytes granulés qui se multiplieraient par mitose. Je ne suis pas en mesure de confirmer ou de critiquer ce résultat. Mais je n'ai rien vu de semblable chez les autres Invertébrés. Bien au contraire, en présence de la généralité des résultats que j'ai obtenus, je me crois autorisé à conclure : *les leucocytes des Invertébrés constituent une série cellulaire essentiellement monophylétique*.

Dès lors, si, comme l'idée semble s'en imposer, la théorie uniciste peut seule rendre compte des faits observés chez les Vertébrés, il est permis de conclure que dans toute l'étendue du règne animal les leucocytes subissent une évolution identique.

La forme souche est toujours une petite cellule à noyau sphérique, mal pourvue d'un protoplasme plus ou moins basophile (lymphocyte, leucocyte hyalin, stade I). Cette cellule augmente de volume surtout par croissance protoplasmique. La basophilie diminue. Le noyau devient souvent, mais non obligatoirement, plus ou moins polymorphe (mononucléaire, leucocyte hyalin, stade II). Le noyau présente parfois un nucléole, à chacun de ces deux stades. Enfin, des granulations se développent (leucocyte granulé). Le nucléole, s'il existait, a toujours disparu. La com-

paraison des schémas (fig. 24, p. 197 et 25, p. 201) résumera aux yeux l'essentiel de tout ce que nous venons d'exposer.

3° Granulations leucocytaires.

On sait que les granulations leucocytaires ont été caractérisées par la manière dont elles se comportent en présence des matières colorantes acides, basiques, ou neutres.

Nous avons eu l'occasion d'observer et de décrire des granulations (1) acidophiles pures, des granulations amphophiles mais jamais, sauf dans *Stichopus*, de granulations basophiles pures. La plupart des exemples ne rentrent nettement dans aucune des deux catégories ci-dessus. On observe des granulations très acidophiles qui absorbent les couleurs les plus acides comme l'orange G; d'autres se teignent plus électivement par les teintures moins acides comme l'éosine ou peu acides comme l'induline, ou enfin par la teinture violacée dont nous avons été amené à admettre l'existence dans le triacide (Voy. p. 24). Il y a de plus des granulations encore acidophiles qui absorbent cependant avec quelque énergie les couleurs basiques; d'autres, enfin, se teignent encore, quoique faiblement, dans les couleurs acides, mais sont par ailleurs extrêmement basophiles. Fait important : Jamais je n'ai trouvé de granulations ayant une affinité spéciale pour une couleur déterminée. Les termes d' « orangeophiles », d' « éosinophiles », de « safranophiles », etc., restent sans aucun sens pour moi.

La catégorie des neutrophiles nous semble devoir disparaître. Dans tous les cas où le tracide se fixait sur une granulation avec la teinte violacée caractéristique, nous avons toujours pu faire prendre, soit les autres couleurs acides, soit à la fois les couleurs acides et basiques. Pour nous, les neutrophiles sont, ou bien des acidophiles ou bien des amphophiles.

Au point de vue de leurs propriétés chromatiques, les granulations des Invertébrés se laissent donc ranger en une *série con-*

(1) Sous le terme général de granulations, nous envisageons ici non seulement les granulations leucocytaires proprement dites, mais encore les sphérules, car ces diverses formations, bien qu'un peu différentes d'aspect, sont de même nature au fond et donnent lieu aux mêmes remarques.

tinue qui va de l'acidophilie pure à une basophilie parfaite. Il semble que l'acidophilie décroissante des termes successifs de cette série soit en quelque sorte compensée par une basophilie croissante. Peut-être pourrait-on expliquer ce fait par l'hypothèse suivante. Il existerait des substances acidophiles et des substances basophiles mélangées en proportion variable dans les granulations. Peut-être y a-t-il là le point de départ d'une classification purement chimique (combien préférable!) des granulations leucocytaires.

Certaines granulations, surtout celles des cellules sphéruleuses, d'affinités très basophiles, sont métachromatiques, à l'Unna, à la thionine, au vert de méthyle et au bleu de toluidine. Ces granulations conservent, en outre, quelques caractères d'acidophilie. Les Mastzellen des Vertébrés qui sont également métachromatiques sont unanimement considérées comme purement basophiles. Cependant Jolly (1900) et nous-même avons observé dans la moelle osseuse du Cobaye des cellules amphi-basophiles métachromatiques (p. 24).

Comme Ehrlich lui-même et M^{lle} Drzewina (1905) nous avons maintes fois constaté la présence dans certaines cellules de granulations *hétérochromatiques*. Au milieu de granulations d'affinités acidophiles bien marquées on en rencontre quelques-unes qui sont un peu plus amphophiles (Pl. II, fig. 11). De même, les cellules à granulations plus ou moins basophiles renferment parfois quelques sphérules un peu plus amphophiles (Pl. II, fig. 29).

Dans beaucoup de cas la signification de ces granulations n'apparaît pas.

L'opinion des auteurs est qu'il s'agit probablement de formes d'évolution. J'ai pu le démontrer nettement chez les Crustacés et les Scorpionides.

Dans ces deux groupes j'ai observé le développement des granulations. Elles apparaissent sous forme amphophile. A mesure qu'elles avancent en âge et deviennent plus nombreuses, leur basophilie diminue de plus en plus, leur acidophilie augmente (Pl. II, fig. 21, 22, 27, 28). Elles tendent, dans l'âge adulte, vers une acidophilie plus ou moins parfaite, selon l'espèce animale à laquelle on a affaire. Les Crustacés m'ont

également permis d'étudier la dissolution des granulations. Elles repassent alors par les mêmes stades d'amphophilie qu'elles avaient déjà présentés lors de leur développement (Pl. II, fig. 22, 23, 26). Fréquemment, on peut, dans la même cellule, observer des granulations inégalement avancées dans leur développement et présentant des affinités chromatiques différentes (Pl. II, fig. 10, 12, 13).

Dans le cours de cet exposé nous avons fait usage de la classification granulaire élaborée par Ehrlich. Il convient de se demander si les faits que nous venons de mettre en lumière ne sont pas de nature à la faire rejeter. Il y a en réalité deux choses différentes à considérer. Ehrlich admet la *spécificité des granulations*, définies, par leurs propriétés chromatiques auxquelles il ajoute quelques caractères morphologiques et chimiques. Les granulations acidophiles, basophiles, etc. constitueraient des types isolés. Aucun intermédiaire ne s'observerait. D'autre part, la spécificité granulaire a pour conséquence la *spécificité leucocytaire*, les divers types de leucocytes ne renfermant jamais qu'une seule espèce de granulations.

Certes, on ne saurait plus dire avec l'auteur allemand, qu'il n'existe pas de termes de passage entre les différentes espèces granulaires. J'ai insisté sur ce fait que les granulations non spécifiques peuvent se ranger *entre* les termes de la classification et non en dehors, ce qui montre que le *principe* invoqué par Ehrlich est respecté et toujours utilisable. Les cadres classiques ne sont pas rompus mais conservent une valeur *pratique*. Il suffit de songer qu'il en est de la classification d'Ehrlich comme de beaucoup d'autres : elle introduit dans le langage une discontinuité qui n'existe pas dans les faits, en se bornant à distinguer et à nommer les plus nombreux et les plus saillants d'entre eux.

La ruine de la théorie de la spécificité granulaire a pour conséquence celle de la spécificité leucocytaire. D'ailleurs, un leucocyte ne saurait être défini par les caractères de ses granulations. Si l'on joint mes observations à celle de M^{lle} Drzewina, on rassemble un nombre considérable d'exemples de cellules renfermant un mélange de granulations d'affinités chromatiques différentes.

Les granulations ne peuvent servir à baser une classification rationnelle des leucocytes. Cependant, nous avons fait remarquer que les granulations proprement dites des leucocytes des Invertébrés sont généralement plus ou moins acidophiles, tandis que les sphérules tendent au contraire à la basophilie. La différence de propriétés chromatiques semble donc coïncider avec une différence morphologique. L'acidophilie, la basophilie, pourraient donc caractériser sinon deux espèces, tout au moins deux classes leucocytaires. Il n'en est rien. Si l'on consulte les figures qui accompagnent ce travail, on constatera qu'au point de vue de la taille, il y a tous les passages possibles entre les granulations et les sphérules. Il en est de même au point de vue chromatique car il y a des granulations très fortement basophiles. Donc il n'y a de distinction tranchée à aucun point de vue entre la granulation et la sphérule, et l'on serait fort empêché de tracer une limite.

La théorie pluraliste qui considère les diverses espèces leucocytaires des Vertébrés comme complètement isolées les unes des autres, n'a pu se soutenir qu'en raison du matériel restreint d'animaux de laboratoire utilisé par les chercheurs. Il a suffi à M^{lle} Drzewina de descendre jusqu'aux Ichthyopsidés pour rencontrer des faits qui ne s'accordent aucunement avec la théorie. Il en a été de même chez les Invertébrés.

Il nous fallait donc chercher un critérium permettant de distinguer et de nommer les diverses espèces leucocytaires des Invertébrés. C'est ce que nous avons fait dans le paragraphe précédent en examinant l'ensemble de leurs caractères morphologiques et évolutifs.

4° Nature et rôle des granulations.

Si nous passons sur l'opinion inadmissible qui voudrait voir dans les granulations de simples produits de phagocytose, nous nous trouvons en présence de deux théories.

Arnold et Hesse considèrent les granulations leucocytaires comme faisant partie du réticulum protoplasmique. En un mot, ce seraient simplement des plasmosomes. Comment croire à cette conception en présence des énormes granulations des Inver-

tébrés ? De plus, ces formations ne sont pas immuables. Dans certaines conditions elles peuvent disparaître, propriété singulière pour une disposition structurale.

Nous admettons avec la plupart des auteurs que ce sont des produits de ségrégation. Elles en ont toute l'apparence. Mais je suis, de plus, en mesure d'appuyer cette idée de quelques faits positifs.

Le sang des Crabes (*Carcinus mænas* L.) contient des leucocytes granulés et des leucocytes dépourvus de granulations. Si on soumet l'un de ces animaux à un jeûne rigoureux, on constate que le nombre des granulés diminue régulièrement. En même temps, apparaissent de nombreuses cellules ne renfermant plus que quelques granulations et qu'on peut considérer comme représentant des phases de la dissolution des granules. Si au contraire on nourrit abondamment un Crabe préalablement soumis à l'inanition, le nombre des éléments granulés augmente assez rapidement. Tous les stades du développement et de la dissolution des granulations peuvent s'observer dans le sang. Ces formations sont donc directement impressionnées par les divers états physiologiques et notamment par la nutrition.

Mais il y a mieux. Le nombre des leucocytes granulés subit un fléchissement très notable au moment de la mue. Ce phénomène périodique introduit dans le cours de la vie d'un Crustacé une série de phases critiques durant lesquelles l'alimentation est arrêtée. Un Crabe qui mue ne mange pas. Il vit donc sur ses réserves : circonstance à rapprocher de la diminution du nombre des granulés.

La proportion des leucocytes granulés dans le sang augmente peu à peu avec l'âge de l'animal. Elle cesse cependant de s'accroître à partir d'une certaine taille, et aurait même chez les femelles une tendance à diminuer. Les individus chez lesquels se produit cet arrêt ou ce fléchissement sont précisément ceux qui développent les produits génitaux. Le phénomène est particulièrement accentué chez les femelles. Il serait peut-être un peu simpliste de supposer que la substance albuminoïde des granulations a purement et simplement été utilisée à l'édification des produits génitaux ; mais il semble bien exister une

relation certaine entre la disparition des granulations et la formation des éléments reproducteurs.

La présence des parasites fait tomber le nombre des granules au-dessous de sa valeur normale (Microsporidies, Sacculine). La Sacculine, notamment, semble empêcher le nombre des leucocytes à granulations d'acquiescer, à la suite d'une période de nutrition intensive, la valeur habituelle. L'élimination de la Sacculine externe n'atténue qu'en partie cette infériorité des Crabes parasités.

S'il est permis de tirer des conclusions d'expériences encore trop peu nombreuses, nous pourrions, peut-être, être amenés à considérer les granulations comme des produits de réserve. Elles disparaissent dans l'inanition et reparaissent par l'alimentation. L'influence des périodes d'exuviation se manifeste de la même manière, sans doute pour la même raison : jeûne prolongé. Enfin elles ont tendance à disparaître dans des conditions où, en l'absence de données plus précises, nous pouvons raisonnablement admettre un trouble dans la nutrition générale ou une dépense considérable de substances albuminoïdes. Ce n'est peut-être pas trop dépasser les observations que de conclure : *les granulations leucocytaires sont constituées par une substance albuminoïde de réserve.*

Des observations de ce genre sont rares dans la littérature. Nous rappellerons que les granulations acidophiles constituent une forme fréquente de mise en réserve des albuminoïdes. Chez les Insectes notamment, aucun doute ne peut s'élever sur le rôle des sphérules acidophiles du tissu adipeux. Rappelons une fois de plus l'observation de Caullery et Mesnil (1898) chez les Cirratulidés. Les granulations acidophiles se développent dans les leucocytes pendant la période de croissance. Elles disparaissent à la suite du développement des éléments sexuels. Cuénot admet aussi la nature de réserve des inclusions contenues dans les cellules sphéruleuses des Crustacés décapodes. Chez les Vertébrés, Blumenthal (1904), après une série d'expériences sur la grenouille, la souris et le lapin, arrive à cette conclusion, que les granulations éosinophiles apparaissent quand les animaux sont dans un état de nutrition satisfaisant, ce qui lui permet de considérer le leucocyte éosinophile comme un élément

chargé de réserves. Enfin, Stephan (1907) a constaté toute une série de modifications dans les leucocytes éosinophiles du *Protopère* en hivernage.

Si ces vues se confirment, il conviendra de considérer que l'ensemble du tissu lymphoïde joue vis-à-vis des matières albuminoïdes un rôle plus ou moins analogue à celui que le foie joue vis-à-vis des hydrates de carbone.

5° Propriétés physiologiques des leucocytes.

Outre la fonction de mise en réserve que nous venons d'examiner, les leucocytes ont aussi d'autres fonctions physiologiques, notamment, la phagocytose et l'excrétion.

La phagocytose est une conséquence des facultés amiboïdes conservées par les leucocytes. Nous avons eu plusieurs fois l'occasion d'observer le phénomène sur le vivant, notamment chez les *Ascidies*. La phagocytose est exercée par tous les types leucocytaires. Elle est particulièrement active chez les leucocytes riches en cytoplasme (stade II). Mais cela ne veut pas dire que les jeunes leucocytes (stade I) de même que les cellules granuleuses soient incapables de phagocyter. Cuénot, Bruntz, Owsjannikoff, etc., croyaient qu'il en était ainsi. En réalité les cellules granuleuses, les leucocytes au stade I sont capables de phagocytose mais le phénomène est moins fréquent que dans les leucocytes au stade II. J'ai eu de nombreuses fois l'occasion de vérifier ces faits, notamment chez les *Oligochètes*, les *Aranéides* et les *Crustacés* (fig. 12 A et C, p. 78, et 22 II, p. 173). Les leucocytes des *Vertébrés* ont donné lieu à la même erreur. On avait cru pouvoir caractériser les leucocytes granuleux et les lymphocytes par l'absence du pouvoir phagocytaire. Il n'en est rien. Jolly (1902) même a démontré que les lymphocytes sont mobiles. Drzewina (1905) a vu, chez divers *Ichthyopsidés*, la phagocytose s'effectuer par des leucocytes à granulations.

Enfin, les cellules sphéruleuses elles-mêmes, malgré leur surcharge, sont capables de phagocytose (fig. 13; p. 113). Rappelons que nous avons rapproché de cette classe d'éléments les néphrophagocytes de Bruntz dont le nom indique suffisamment les propriétés. Nous-mêmes avons observé la phagocytose

par les cellules sphéruleuses, de l'encre de Chine injectée dans la cavité générale de *Buthus occitanus* Amor.

Les leucocytes ont peut-être aussi un rôle excréteur que je n'ai d'ailleurs pas étudié. Il est extrêmement fréquent de rencontrer des granules d'excrétion, dans le cytoplasma des leucocytes. Les éléments non granulés des Anodontes et des Unios examinés à la fin de la période d'hivernage en sont absolument bourrés. Cette observation est équivoque car il est possible qu'il s'agisse d'une simple phagocytose de produits excrémentitiels. Cette objection tombe au sujet des cellules adipo-sphéruleuses des Annélides. Ces éléments ont une membrane parfaitement nette. Elles ne sont ni amiboïdes, ni phagocytaires. Or, beaucoup d'entre elles sont bourrées de granules d'excrétion. Elles jouent donc le rôle de rein d'accumulation, c'est-à-dire qu'elles extraient du plasma sanguin les substances destinées à être éliminées et les précipitent dans leur propre cytoplasma.

Enfin Cuénot et Bruntz ont montré par la méthode des injections physiologiques que les cellules sphéruleuses des Mollusques et des Arthropodes (néphrocytes, néphrophagocytes) excrètent les matières colorantes injectées dans la cavité générale.

6° Origine et évolution histologiques et physiologiques de la cellule lymphoïde.

La cellule lymphoïde est d'origine mésenchymateuse. Les premières cellules lymphoïdes sont toujours des éléments mésodermiques résiduels qui n'ont pas servi à l'édification d'autres organes. Chez l'adulte même on a parfois quelque peine (Ascidies) à distinguer dans le tissu conjonctif les éléments fixés et les véritables leucocytes. Il semble y avoir tous les passages entre ces deux espèces cellulaires. L'origine mésenchymateuse de la cellule lymphoïde n'est nulle part plus nette que chez les Éponges. Ici, les leucocytes ne sont jamais libres, puisqu'il n'y a pas de cavité générale. Ils restent toujours contenus dans le mésoderme dont ils font partie intégrante.

La cellule mésenchymateuse embryonnaire peut donc se diffé-

rencier dans deux sens différents et former : 1° des cellules conjonctives ; 2° des cellules lymphoïdes.

Ces dernières se transforment alors en leucocytes de diverses espèces dont nous avons étudié plus haut les caractères et l'évolution. Parmi eux, un certain nombre, mettant en jeu leurs facultés de ségrégation, déposent dans leur protoplasma des granulations de substances albuminoïdes susceptibles d'être utilisées plus tard par l'organisme, devenant ainsi des cellules de réserve. D'autres deviennent des cellules excrétrices et cette fonction peut coïncider avec la précédente.

Mais à son plus haut degré de différenciation, la cellule lymphoïde conserve la plupart de ses propriétés embryonnaires. Elle reste presque toujours amiboïde et phagocytaire. Rien n'est plus évident, même *a priori*, pour les leucocytes à cytoplasma hyalin et dépourvu de granulations. Cela est également vrai pour les leucocytes les plus bourrés de granulations et même pour les cellules sphéruleuses.

La cellule lymphoïde issue du mésenchyme peut s'y fixer de nouveau à certaines époques de son existence. Les Rundzellen des Lamellibranches (*Mytilus edulis*) nous offrent une belle illustration de ce fait (Pl. II, fig. 54-57). Ce sont simplement des leucocytes granuleux qui, alourdis, peut-être, par une surcharge albuminoïde énorme, s'accumulent en certains points du tissu conjonctif qu'ils ne quittent plus. Les cellules sphéruleuses des Géphyriens et des Échinodermes se rencontrent libres dans le liquide coelomique. Chez les Crustacés et les Scorpionides, elles ne quittent le tissu conjonctif que très exceptionnellement. Chez les Mollusques, je n'en ai jamais trouvé dans le sang. Ces éléments secondairement fixés dans le tissu conjonctif continuent à jouer leur rôle de mise en réserve. L'exagération de cette fonction est même, semble-t-il, une des causes qui contribuent à les immobiliser.

Les relations des leucocytes avec les éléments du mésenchyme sont bien connues chez les Vertébrés. La Mastzelle des Vertébrés, bien que de nature évidemment leucocytaire, ne quitte guère le tissu conjonctif. Inversement, les cellules étoilées fixes du tissu conjonctif peuvent, dans certaines conditions, retirer leurs prolongements et devenir mobiles.

Enfin, la cellule lymphoïde des Invertébrés peut, dans des cas rares il est vrai, subir une évolution très différente et des plus remarquables. Goodrich a signalé chez *Glycera siphonostoma* des éléments intermédiaires entre les leucocytes proprement dits et les hématies. Ces éléments sont à la fois amiboïdes, phagocytaires, et chargés d'une petite quantité d'hémoglobine. Ils réunissent donc bien les caractères des leucocytes et des hématies. Cette observation a une grande importance. A ne considérer que les Vertébrés et la grande majorité des Invertébrés, il semble exister une barrière entre les leucocytes et les hématies. Jamais on n'observe de formes intermédiaires entre ces deux espèces de cellules, qui sont d'ailleurs d'aspect, de structure et de propriétés absolument dissemblables. Cependant, les progrès des recherches sur l'hématopoïèse ont montré que leucocytes et hématies ont une origine commune, assez lointaine il est vrai. Mais les deux séries d'éléments qui de la cellule mère commune aboutissent aux leucocytes d'une part, aux hématies caractérisées d'autre part, sont totalement divergentes. Au contraire, le cas de *Glycera siphonostoma* semble combler cet abîme puisqu'il nous offre des éléments réunissant les caractères propres des hématies et des leucocytes.

TISSU ET ORGANES LYMPHOÏDES

Les cellules lymphoïdes ou leucocytes ne sont pas toujours libres dans le sang ou répandues çà et là dans le tissu conjonctif. Elles peuvent souvent former des amas formés d'un véritable *tissu lymphoïde* ayant des caractères propres, qui constituent des *organes* qu'on ne saurait confondre avec une simple accumulation accidentelle de leucocytes. L'ensemble de ces organes et des leucocytes libres du sang constitue l'*appareil lymphoïde* que nous devons maintenant étudier dans son ensemble.

Nous examinerons successivement : 1° évolution du tissu et de l'appareil lymphoïdes ; 2° structure des organes lymphoïdes ; 3° fonctionnement des organes lymphoïdes.

1° Évolution du tissu et de l'appareil lymphoïdes.

Il est remarquable de constater que les éléments lymphoïdes peuvent arriver à une haute différenciation avant même qu'il soit possible de parler de tissu lymphoïde.

Chez les Éponges, et nous avons déjà insisté sur ce fait, il existe des leucocytes les uns hyalins, les autres granulés, répandus en grand nombre dans le mésoderme. Chez un grand nombre d'autres représentants des Invertébrés il en est de même. Les Ascidies, les Pulmonés, les Lamellibranches, les Amphineures et les Scaphopodes parmi les Mollusques, les Aranéides, les Myriapodes diplopodes, beaucoup d'Insectes, les Oligochètes et certains Géphyriens ne m'ont rien montré qui pût être interprété comme une localisation lymphoïde. Cependant, tous possèdent d'innombrables leucocytes, les uns hyalins, les autres granuleux, qui subissent l'évolution compliquée que nous avons décrite plus haut. Les leucocytes de ces animaux n'ont aucun caractère primitif qui les différencie de ceux qui appartiennent à des types possédant des organes lymphoïdes.

Il semble que la première différenciation d'un tissu lymphoïde ait dû se faire d'une manière diffuse. Des nids de leucocytes seraient restés emprisonnés un peu partout dans le tissu conjonctif et auraient formé autant de petits organes lymphoïdes. Une semblable disposition nous est offerte chez les Crustacés par les Stomatopodes. Bruntz (1907) a en effet décrit chez les Squilles un grand nombre de petits nodules globuligènes répandus dans le tissu conjonctif ventral.

Un stade de perfectionnement est réalisé chez les Crustacés décapodes. Ici les nombreux petits nodules des Squilles ont disparu. En revanche, ils sont remplacés par un organe beaucoup plus important, de structure d'ailleurs identique, l'organe lymphogène stomacal. Owsjannikoff et moi-même avons d'ailleurs constaté la présence chez l'Écrevisse de nodules lymphoïdes résiduels répandus çà et là dans le tissu conjonctif et qui coexistent avec l'organe stomacal.

Que la localisation du tissu lymphoïde en des points déter-

minés et peu nombreux constitue un processus de perfectionnement, c'est ce qu'on peut facilement apprécier chez les animaux segmentés. Les Annélides errantes possèdent des organes lymphoïdes dans chaque segment. Chez les Sédentaires, au contraire, ils se localisent dans les segments thoraciques. Les rates de Kowalevsky (organes lymphogènes?) des Chilopodes sont répandues presque partout dans le tissu conjonctif.

Chez les Insectes qui constituent des types plus spécialisés que les Myriapodes, les organes lymphoïdes sont localisés dans un petit nombre de segments abdominaux. Les organes lymphoïdes ne font d'ailleurs que suivre la règle générale d'évolution des organismes segmentés.

D'une manière générale, par conséquent, la localisation du tissu lymphoïde est le résultat d'un processus de perfectionnement. Il n'en faudrait pas conclure que dans les rameaux terminaux de chaque phylum on doit invariablement trouver des organes lymphoïdes différenciés. Les circonstances inconnues qui ont dirigé l'évolution de chaque groupe dans un sens déterminé ont pu favoriser ou au contraire retarder et même empêcher la localisation lymphoïde. C'est ainsi que les Aranéides, qui constituent par rapport aux Scorpionides un type très évolué, sont parfaitement dépourvus de l'appareil lymphoïde si bien différencié que constitue la glande de Blanchard des Scorpions. De même, chez les Insectes, les Orthoptères, types primitifs, possèdent des organes lymphoïdes qui manquent certainement à la plupart des autres représentants de la classe.

Des organes aussi récemment acquis se développent en général assez tardivement. Le fait est bien connu chez les Vertébrés. Les ganglions lymphatiques de l'homme n'apparaissent pas avant la fin du troisième mois. Les leucocytes eux-mêmes, au moins chez l'Ammocète, sont précédés par l'apparition et la circulation du plasma sanguin. Chez les Invertébrés, on n'a suivi le développement des glandes lymphatiques que chez les Céphalopodes (Faussek 1901). Dans la première période du développement, les leucocytes embryonnaires sont constitués par des cellules mésenchymateuses indifférenciées. Les corps blancs n'apparaissent qu'assez tardivement.

2° Structure des organes lymphoïdes.

Elle est remarquablement constante. Partout où elle a pu être observée d'une manière précise on y a toujours trouvé : 1° un stroma ; 2° des cellules libres.

Le stroma ne manque jamais. Il constitue un sorte de corps spongieux qui maintient les cellules lymphoïdes. La présence de ce stroma nous garantit que nous n'avons pas affaire à une simple accumulation leucocytaire accidentelle. Sans nier, *a priori*, qu'il ne puisse exister des organes lymphoïdes ayant une structure plus ou moins différente, il convient de considérer la présence d'un stroma comme hautement caractéristique.

Chez les Annélides, les Crustacés (Pl. II, fig. 73, 74), les Scorpionides (Pl. I, fig. 1) et les Mollusques (Pl. I, fig. 78, 79 ; Pl. II, fig. 1), la structure de ce stroma est nettement cellulaire. Chez les Sipunculides, les Insectes et les Échinodermes (Pl. I, fig. 77 ; Pl. II, fig. 73) seuls, elle est fibrillaire. Je pense qu'il doit exister tous les passages entre ces deux types de structure.

Chez les Annélides et les Mollusques le stroma se montre constitué par des cellules étoilées anastomosées par leurs prolongements. Les noyaux sont nombreux et bien visibles. L'interprétation des préparations est facile et ne peut laisser place à aucun doute.

Si nous nous adressons à un Crustacé *Dromia vulgaris* M. Edw. (Pl. II, fig. 74), nous trouvons que la trame de la glande stomacale est formée par un réseau également cellulaire. Les éléments qui composent ce réseau sont des cellules de Leydig de troisième ordre, c'est-à-dire des grandes cellules de forme irrégulière, ramifiées, dont le protoplasma est rempli de lames et de fibrilles anastomosées. Les noyaux sont encore visibles. Mais le protoplasma proprement dit est réduit à fort peu de chose. Les lames et les fibrilles représentent, à proprement parler, l'élément *purement conjonctif*, non vivant, qui tend à *prendre la prédominance*. Il en est à peu près de même dans la glande de Blanchard des Scorpionides (Pl. I, fig. 1).

Si nous nous adressons à d'autres Décapodes, à l'Écrevisse

(Pl. II, fig. 73), par exemple, nous constatons que l'élément conjonctif, lames et fibrilles, a pris la prédominance à tel point qu'on ne reconnaît plus rien de la structure cellulaire primitive. Le stroma paraît être purement fibrillaire. J'ai pu observer parfois, sur d'excellentes préparations, des restes de noyaux accolés à des fibrilles, ce qui ne laisse aucun doute. La structure du stroma de l'Écrevisse est fondamentalement la même que dans le cas de *Dromia*. Elle en diffère par la prédominance presque absolue de l'élément conjonctif fibrillaire.

Je n'ai jamais vu de noyaux dans le stroma des organes lymphoïdes du Siponcle, des Insectes et des Oursins.

Ainsi, la structure primitive et fondamentale du stroma est cellulaire. Mais, dans certains cas, la substance conjonctive développée par ces cellules prend la prédominance. La structure devient alors fibrillaire.

Nous arrivons à une notion qui se rapproche de celle que Laguesse (1903) exposait au sujet de la capsule de la rate des Sélaciens, et qui est presque identique à celle de Weidenreich (1902). D'après le premier de ces auteurs, les cellules qui constituent le tissu réticulé sécrètent une substance fondamentale dont elles s'entourent. Dans certaines conditions, cette substance se divise en fibres qui viennent renforcer le réseau cellulaire. On peut facilement imaginer que le réseau fibrillaire très développé masque le réseau cellulaire. Weidenreich pense que les fibres se forment au sein même du cytoplasme exactement comme cela se passe dans les cellules de Leydig des Crustacés.

Si donc nous admettons avec ces auteurs que la structure cellulaire et la structure fibrillaire du tissu adénoïde des Vertébrés ne sont pas totalement différentes, mais représentent seulement deux états inégalement différenciés d'une même structure fondamentale, nous devons conclure de même pour les Invertébrés.

Les cellules libres contenues dans les mailles du stroma sont très semblables aux leucocytes libres du sang. En général, toutes les espèces cellulaires du sang circulant sont représentées (Pl. I, fig. 1). Mais une seule y existe toujours en abondance, et doit être considérée comme la cellule propre de l'organe. Les autres

sont immigrées. Les cellules propres de l'organe rappellent de très près certains leucocytes libres du sang, précisément ceux qu'on peut considérer comme la souche de tous les autres (stade I). Elles ont toujours un gros noyau sphérique bien pourvu de karyosomes volumineux et nombreux. Il y a parfois un nucléole. Le cytoplasme est peu abondant. On y rencontre souvent des mitoses. Les noyaux pyknotiques sont fréquents.

Toujours ces cellules sont dépourvues de granulations, sauf chez les Céphalopodes où elles en sont au contraire toutes pourvues.

D'une manière générale, nous pouvons dire : les organes lymphoïdes sont formés par une accumulation de leucocytes hyalins au stade I.

3° Fonctions des organes lymphoïdes.

Dans tout ce qui précède nous avons dit, afin de ne rien préjuger, organes *lymphoïdes* et non organes *lymphogènes*. Cependant, en effet, la plupart des ces organes sont réellement lymphogènes. Mais comme la démonstration n'a pu être donnée pour tous, il convient de faire les réserves nécessaires.

Le rôle lymphogène peut être considéré comme démontré d'après les observations des auteurs et les miennes propres pour les types suivants : Céphalopodes, Crustacés malacostracés, Insectes (Orthoptères), Polychètes, probablement aussi Sipunculides. Il existe des organes lymphoïdes de rôle douteux chez les Gastéropodes (glande indéterminée, glande néphridienne), les Scorpionides (glande de Blanchard), les Chilopodes (rates de Kowalevsky), les Échinodermes (glande ovoïde).

Les détails du fonctionnement des organes lymphogènes présentent quelque intérêt. On y trouve toujours des karyokinèses, plus ou moins nombreuses selon les cas. Ce fait joint à la ressemblance entre les cellules lymphoïdes et les jeunes leucocytes du sang suffit à définir le rôle de l'organe.

Le fonctionnement est essentiellement intermittent. En général, on rencontre toujours quelques rares karyokinèses dans un organe lymphogène pris au hasard sur un animal quelconque. Mais, dans certaines conditions, leur nombre s'élève dans des proportions extraordinaires.

Parmi les causes qui peuvent provoquer ces poussées mitotiques, nous pouvons en indiquer deux. Une alimentation abondante succédant à un jeûne plus ou moins prolongé provoque une intense prolifération dans la glande stomacale des Crustacés décapodes. Chez les mêmes animaux, l'exuviation est presque immédiatement suivie d'une multiplication du nombre des leucocytes. L'influence de la nourriture n'est d'ailleurs que la manifestation d'un phénomène général bien connu chez d'autres animaux (Batraciens) et qui s'étend d'ailleurs à la plupart des tissus.

Ces crises de prolifération s'accompagnent toujours de la dégénérescence d'un certain nombre de noyaux. Ces derniers entrent en pyknose puis en karyorhexie (Pl. II, fig. 74, n. p.). La relation entre la poussée mitotique et la dégénérescence des noyaux est bien évidente. Les noyaux en pyknose sont beaucoup plus rares pendant les phases de repos relatif de l'organe lymphogène. Rappelons que ces noyaux en dégénérescence sont fréquents chez les animaux qui n'ont pas de glandes lymphogènes, dans les jeunes leucocytes du sang circulant, au moment de la régénération sanguine.

La division directe pourrait-elle se substituer dans certains cas à la mitose. C'est possible; Ladreyt a décrit des divisions directes dans la glande lymphogène de *Sipunculus nudus* L. Certainement, le fait, qui ne paraît pas absolument démontré, est tout à fait exceptionnel.

Nous avons vu que certains animaux possèdent un organe lymphoïde de fonction douteuse. Dans la glande néphridienne, la glande indéterminée, la glande de Blanchard, je n'ai jamais, ou très exceptionnellement, rencontré de mitoses, ni de divisions directes. De sorte, qu'encore que toutes les autres conditions nécessaires soient réalisées, je ne saurais conclure que négativement : ces organes ne sont pas lymphogènes. Cette conclusion ne vaut d'ailleurs que ce que valent les affirmations négatives. Il est possible, je dirai même vraisemblable, que des observations ultérieures mettent en évidence un rôle lymphogène de ces organes.

Les organes lymphoïdes des Invertébrés ont aussi d'autres fonctions que celles qui consistent à remplacer les leucocytes

usés et disparus. Beaucoup notamment sont phagocytaires. Les organes lymphogènes des Insectes, ceux des Polychètes ont même été décrits sous le nom d'*organes phagocytaires*. La glande indéterminée et la glande néphridienne chez les Mollusques, la glande de Blanchard des Scorpions sont aussi phagocytaires, comme Kowalevsky et Cuénot l'avaient reconnu depuis longtemps. A cela, rien d'étonnant. Ces organes, avons-nous dit, sont formés de cellules identiques à certains globules sanguins. Elles en ont toutes les propriétés, notamment cette propriété fondamentale qu'est la phagocytose.

Cependant, la glande stomacale des Crustacés décapodes ne phagocyte pas l'encre de Chine injectée dans la cavité générale, comme Cuénot l'a signalé. De fait, les très jeunes leucocytes libres du sang, encore pauvres en protoplasma, qui viennent à peine de sortir de la glande, sont peu phagocytaires. Dans ces conditions, l'inactivité de la glande stomacale s'explique aisément.

Nous pouvons résumer très brièvement les principales conclusions que nous avons exposées dans les pages qui précèdent.

Les leucocytes des Invertébrés subissent une évolution qui est à peu près la même dans tous les groupes et qui ressemble de près à celle que subissent les leucocytes des Vertébrés.

Les granulations leucocytaires rentrent assez facilement dans la classification d'Ehrlich, à la condition que celle-ci soit modifiée et élargie.

Ces granulations sont des substances de réserve dont nous avons pu suivre le développement et l'utilisation ultérieure. Les causes qui influent sur la nutrition de l'animal, et en premier lieu, l'alimentation, provoquent l'augmentation ou la diminution du nombre des leucocytes granulés contenus dans le sang.

Enfin, dans un certain nombre de groupes, on rencontre des organes lymphoïdes constitués par un tissu lymphoïde ayant la même structure fondamentale que le même tissu des Vertébrés. Il est essentiellement constitué par un stroma de nature généralement cellulaire, contenant dans ses mailles des cellules lymphoïdes libres. Ces organes sont généralement lymphogènes.

Dans un certain nombre de cas, la démonstration n'a pu en être donnée. Il semble que primitivement ces organes aient dû être nombreux et de faible taille et qu'ils aient eu tendance à augmenter d'importance à mesure que leur nombre s'abaissait.

Nous ne saurions terminer sans reconnaître ce que nous devons à nos devanciers et spécialement à Ehrlich, le père de l'hématologie moderne. Si nous nous séparons de lui sur plusieurs points, si nous avons dû modifier plusieurs de ses conclusions, nous ne pouvons cependant oublier qu'il a le premier tracé la voie et posé la plupart des problèmes que nous nous sommes efforcés de résoudre.

Mars 1908.

BIBLIOGRAPHIE

- 1845-55. ALDER ET HANCOCK, Monograph of the british Nudibranchiata Mollusca. *Ray Soc.*
- 189 ALLEN, Nephridia and body-cavity of some decapod Crustacea. *Quart. Journ. of micros. Science*, vol. XXXIV.
1887. APATHY, Studien über der Histologie der Najaden. *Biol. Centralb.*, Bd VII.
1895. ARNOLD (J.), Zur Morphologie und Biologie der Zellen des Knochenmarkes. *Arch. f. path. Anat. u. Phys.*, Bd CXL.
1899. ID., Der Farbenwechsel der Zellgranula insbesondere der Acidophilen. *Centrbl. f. Allg. Path. u. path. Anat.*, Bd X.
1900. ID., Ueber Granulafärbung lebender und überlebender Gewebe. *Arch. f. path. Anat. u. Phys.*, Bd CLVII.
1903. ID., Weitere Mittheilungen über vitale und supravitale Granulafärbung. *Anat. Anz.*, Bd XXIV.
1903. ASHER (L.) et ERDELY (A.), Ueber die Beziehung zwischen Bau und Function der lymphatischen Apparates des Darmes. *Centrallb. f. Phys.*, Bd XVI.
- 1902 (a). AUDIBERT (V.), Rôle du leucocyte éosinophile dans l'économie. *C. R. Soc. Biol.*, LIV.
- 1902 (b). ID., De l'essaimage des granulations éosinophiles. *C. R. Soc. Biol.*, LIV.
1886. BALBIANI, Études bactériologiques sur les Insectes. *C. R. Acad. des Sc. Paris*, t. CIII.
1880. BENEDEN (Van), De l'existence d'un appareil à sang rouge dans quelques Crustacés. *Zool. Anz.*, Bd III.
1891. BENHAM (W.-B.), The nephridium of Lumbricus and its blood-supply. *Quart. Journ. Micr. Sc.* (2), 32.
1901. ID., The coelomic fluid of Acanthodrilids. *Quart. Journ. Micr. Sc.* (3), 44.
1884. BERGH, Report on the Nudibranchiata. *The Voyage of H. M. S. Challenger*, t. X.
- 1899-1901. BERLESE (A.), Osservazioni su fenomeni che avvengono durante la nimfosa degli insetti metabolici. *Riv. di patologia vegetale*, t. VIII, X et XI.
1890. BERNARD (F.), Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes Prosobranches. *Ann. Sc. nat. Zool.*, 7^e série, t. IX.
1884. BERTKAU (Ph.), Ueber den Verdauungs-apparat der Spinnen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XXIV.
1898. BETTMANN, Ueber das Verhalten der eosinophilen Zellen in Hautblasen. *Münch. med. Wochenschrift*.
1881. BLOMFIELD et BOURNE, On the occurrence of corpuscles in the red vascular fluid of Chætopods. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, t. XXI.
1904. BLUMENTHAL, Étude expérimentale des modifications fonctionnelles des organes hématopoiétiques. *Arch. di Fisiol.*, t. II.
1900. BOCK (M. DE), Le corps cardiaque et les amibocytes des Oligochètes limicoles. *Rev. zool. Suisse*, vol. VIII.

1898. BOGDANOFF, Ueber das Vorkommen und die Bedeutung der eosinophilen Granulationen. *Biol. Centblt.*, XVIII.
1904. BOISSEvain (M.), Beiträge zur Anatomie und Histologie von *Dentalium*. *Jen. Zeitsch.*, Bd XXXVIII.
1899. BORDAS, Étude sur l'anatomie et les fonctions physiologiques des poumons aquatiques des Holothuries. *Ann. Mus. Hist. Nat.*, Marseille; *Zool.*, t. V, *Mém.*, n° 3.
1888. BROCK (J.), Ueber die sogenannten Augen von *Tridacna*. *Zeits. f. wiss. Zool.*, Bd LVI.
1904. BRUNTZ (L.), Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes. *Arch. Biologie*, vol. XVIII.
1905. Id., Études physiologiques sur les Phyllopoies branchiopoies. Phagocytose et excrétion. *Arch. zool. exp. et gén.*, 4^e série, vol. IV.
- 1906 (a). Id., A propos de la structure histologique de l'organe globuligène des Crustacés décapodes. *Arch. zool. exp. et gén.*, *Notes et Revue*, 4^e série, vol. V.
- 1906 (b). Id., Les globules sanguins des Crustacés arthrostracés. *C. R. Soc. Biol.*, IX.
- 1906 (c). Id., La phagocytose chez les Diplopoies (globules sanguins et organes phagocytaires). *Arch. zool. exp. et gén.*, 4^e série, vol. V.
- 1907 (a). Id., Remarques sur les organes globuligènes et phagocytaires des Crustacés. *Arch. zool. exp. et gén.*, 4^e série, vol. VI, *Notes et revue*.
- 1907 (b). Id., Études sur les organes lymphoïdes phagocytaires et excréteurs des Crustacés supérieurs. *Arch. zool. exp. et gén.*, 4^e série, vol. VII.
1895. BRUYNE (DE), Contribution à l'étude de la phagocytose. *Arch. biol.*, vol. XIV.
1898. Id., Recherches au sujet de l'intervention de la phagocytose dans le développement des Invertébrés. *Arch. biol.*, vol. XV.
1897. CANTACUZENE (J.), Organes phagocytaires observés chez quelques Annélides marines. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CXXV.
1896. CARAZZI (D.), Contributa all' istologia alla fisiologia dei Lamellibranchi; 1, Recherche sulle ostrichi verdi. *Mitth. Zool. Stat. zu Neapel.*, Bd XII.
1901. Id., Studi sui Molluschi. *Int. Monatsch. f. Anat. u. Phys.*, Bd XVIII, p. 4.
- 1888 (a). CATTANEO (G.), Sulla struttura e sui fenomeni biologici delle cellule ameboïdi del sangue nel *Carcinus maenas*. *Atti della Società italiana di Scienze Naturali*, XXXI.
- 1888 (b). Id., Sugli amebociti dei Crustacei. *Arch. ital. de Biol.*, X, p. 267.
1889. Id., Sulla morfologia della cellula ameboïdi dei Molluschia e Arthropodi. *Boll. Scient.*, t. XI.
1891. Id., Gli amebociti dei Cefalopodi, e loro confronto con quelli d'altri invertebrati. *Atti Univ. Genova*, XI.
1895. CAULLERY (M.), Contribution à l'étude des Ascidies composées. *Bull. sc. Fr. et Belg.*, vol. XXIX.
1898. CAULLERY et MESNIL, Les formes épitoques et l'évolution des Cirratulien. *Annales Univ. Lyon*, fasc. XXXIX.
1903. CAULLERY et SIEDLECKI, Sur la résorption phagocytaire des produits génitaux inutilisés chez *Echinocardium cordatum* Pennant. *C. R. Acad. Sc. Paris*.
1893. CHAPEAUX (M.), Sur la nutrition des Échinodermes. *Bull. Acad. Belg.*, 3^e série, vol. XXVI.
1864. CLAPARÈDE, Glanures zootomiques parmi les Annélides de Port-Vendres. *Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève*, vol. XVII.
1903. COTTE (J.), Contribution à l'étude de la nutrition chez les Spongiaires. *Bull. sc. Fr. et Belg.*, vol. XXXV.

1887. CUÉNOT (L.), Contribution à l'étude anatomique des Astéries. *Arch. zool. exp. et gén.*, 2^e série, vol. V bis, supp.
1888. Id., Études anatomiques sur les Ophiures, *Arch. zool. exp. et gén.*, 2^e série, vol. VI.
- 1889-1891 (a). Id., Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. 1^{re} partie : Vertébrés. *Arch. zool. exp. et gén.*, 2^e série, vol. VII ; 2^e partie : Invertébrés, id., 2^e série, vol. IX.
- 1891 (b). Id., Études morphologiques sur les Échinodermes. *Arch. biol.*, t. IX.
1892. Id., Études physiologiques sur les Gastéropodes pulmonés. *Arch. biol.*, t. X.
1893. Id., Études physiologiques sur les Crustacés décapodes. *Arch. biol.*, t. XIV.
- 1896 (a). Id., Remplacement des amibocytes et organes phagocytaires chez *Paludina vivipara* L. C. R. Acad. Sc. Paris, t. CXXIII.
- 1896 (b). Études physiologiques sur les Orthoptères. *Arch. biol.*, t. XIV.
1897. Id., Les globules sanguins et les organes lymphoïdes des Invertébrés. *Arch. anat. micros.*, t. I.
1898. Id., Études physiologiques sur les Oligochètes. *Arch. biol.*, t. XV.
1899. Id., L'excrétion chez les Mollusques. *Arch. biol.*, t. XVI.
- 1900 (a). Id., Le Phascolosome. Monogr. in Boutan, *Zoologie descriptive*, Paris, 1900.
- 1900 (b). Id., L'Oursin. Monogr. in Boutan, *Zoologie descriptive*, Paris, 1900.
1901. Id., Études physiologiques sur les Astéries. *Arch. zool. exp. et gén.*, 3^e série, vol. IX.
1903. Id., Organes agglutinants et organes ciliophagocytaires. *Arch. zool. exp. et gén.*, 3^e série, vol. X.
1905. Id., Organes phagocytaires des Crustacés décapodes. *Arch. zool. exp. et gén.*, 4^e série, vol. II.
- 1904 (a). DAVIDOFF, Sur les organes excréteurs et la phagocytose chez les Téléphones de Java. *Bull. Acad. de Saint-Petersbourg*, vol. XVII.
- 1904 (b). Id., L'appareil phagocytaire d'un Locustide de Java (*Cleandrus graniger*, Serv.). *Zool. Anz.*, vol. XXVII.
- 1904 (c). Id., Note sur les organes phagocytaires de quelques Grillons tropicaux. *Zool. Anz.*, vol. XXVII.
1903. DEKHUYSEN (M.-C.), Un liquide fixateur isotonique avec l'eau de mer. C. R., Acad. Sc., Paris, t. CXXXVII.
1905. DRZEWINA (M^{lle} A.), Contribution à l'étude du tissu lymphoïde des Ichthyopsidés. *Arch. zool. exp. et gén.*, 4^e série, vol. III.
1908. Id., Influence de la dessalure sur les leucocytes granuleux des Sélaciens. C. R. Soc. biol., t. LXIII.
1899. DUBOSCQ (O.), Recherches sur les Chilopodes. *Arch. zool. exp. et gén.*, 3^e série, vol. VI.
1888. DURHAM (H.-E.), On emigration of amœboids corpuscles in Starfish. *Proceed. of the roy. Soc.*, XLIII.
1891. Id., On wandering cells of Echinoderms, etc., more especially with regard to excretory Functions. *Quart. Journ. of micr. Sc.*, 2^e série, vol. XXXIII.
- 1902 (a). DOMINICI (H.), Sur une nouvelle méthode histologique appropriée à l'étude du système hématopoiétique. C. R. Soc. biol., vol. XXXIX.
- 1902 (b). Le ganglion lymphatique. *L'œuvre médico-chirurgicale. Monogr. cliniques*, etc., n° 30, Paris.
1878. EHRLICH (P.), Ueber die specifischen Granulationen des Blutes. *Verhand. der phys. Gesells.*, Berlin.
1879. Id., Beiträge zur Kenntniss der granulationen Bindegewebezellen und

- eosinophilen Leucocyten. *Arch. f. Anat. und Physiol. Phys. Abth.*
1891. Id., Farbeanalytische Untersuchungen zur Histologie und Klinik des Blutes, Berlin.
1897. Id., Ueber die Bedeutung der neutrophilen Körnung. *Charite Annalen*, XII.
1898. EURLICH UND LAZARUS, Die Anämie, Wien.
1887. EISIG, Die Capitelliden. *F. u. Fl. d. golfes v. Neapel*. 16^e Mon.
1902. ENRIQUES (P.), Digestione, circolazione e assorbimento nelle oloturia. *Arch. ital. zool.*, t. I.
1905. Id., Studi sui leucociti ed il connettivo dei Gasteropodi. *Arch. Anat. Embryol.*, vol. IV.
1842. ERDL, Ueber den Bau der Organe welche an der äusseren Oberfläche der Seeigel sichtbar sind. *Arch. Naturg.*, Bd VII.
1906. FAGE (L.), Recherches sur les organes segmentaires des Annélides polychètes. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 9^e série, vol. III.
1893. FAUSSEK (V.), Ueber die sogenannten « Weissen Körper » sowie über die embryonale Entwicklung desselben, der Cerebralganglien, und des Knorpels bei Cephalopoden. *Mém. Acad. imp. Sc. Saint-Petersbourg*, 7^e série, t. XLI, n^o 9.
1900. Id., Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. *Mitth. zool. stat. zu Neapel*, Bd XIV.
1897. FAUVEL (P.), Les Ampharétiens. *Bull. scient. France et Belg.*, t. XXXII.
1905. FERNANDEZ (M.), Zur mikroskopische Anatomie der Blutgefässsystem der Tunicaten. *Jen. Zeitschr.*, Bd XXXIX.
1878. FLEMMING, Ueber die Blutzellen der Acephalen, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XV.
1889. FOL (H.), Sur l'anatomie microscopique du Dentale, *Arch. zool. exp. et gén.*, 2^e série, vol. VII.
1892. FRENZEL (J.), Beiträge zur vergleichenden Physiologie und Histologie der Verdauung. 1. Mitth.: der Darmkanal der Echinodermen. *Arch. Anat. Phys.*
- 1880-81. FROMMANN (C.), Differenzirungen und Umbildungen welche im Protoplasma des Flusskrebses, theils nach spontan, theils nach Einwirkung inducerter electrischer Strome eintreten. *Jen. Zeitsch. f. Naturw.*, Bd XIV u. XV.
1884. Id., Untersuchungen über Structur Lebenserscheinungen und Reaktionen thierischer und pflanzlicher Zellen, *Jen. Zeitsch. f. Naturw.*, Bd XVII.
1905. GALVAGNI, Histologie des Genus *Ctenodrilus* Clap. *Arb. zool. Inst. Wien*, Bd XV.
- 1880 (a). GEDDES (P.), On the coalescence of amæboid cells into plasmodia and on the so called coagulation of Invertebrata fluids. *Proceed. of Roy. Soc. London*, vol. XXX.
- 1880 (b). Id., Observations sur le fluide périviscéral des Oursins. *Arch. zool. exp. et gén.*, 1^{re} série, vol. VIII.
1903. GINESTE, Note sur une Hémosporidie parasite des hématies du *Sipunculus nudus*. *Actes Soc. Linn.*, Bordeaux.
1893. GOODRICH (E.-S.), On a new organ in the Lycoriæ and on the nephridium in *Nereis diversicolor* (O.-F. Muller). *Quart. Journ. micr. Sc.*, vol. XXXIV.
1898. Id., On the nephridia of Polychæta. Part II. Glycera and Goniada. *Quart. Journ. micr. Sc.*, vol. XLIII.
1871. GRABER (V.), Ueber die Blutkörperchen der Insekten. *Sitzungb. der math. naturw., Cl. der Ak. Wien.*, Bd LXIV.
1890. Id., Vergleichende Studien an Keimstreif der Insekten. *Denksch. Akad. Wien*.

1891. *Id.*, Ueber die embryonale Anlage des Blut und Fettgewebe der Insekten. *Biol. Centrblt.* Bd XI.
- 1891 (a). GRIESBACH (H.), Beiträge zur Kenntniss des Blutes, II. Ueber die amöboiden Zellen des Blutes und ihre Betheilung an der Gerinnung desselben. *A. f. d. gess. Phys.*
- 1891 (b). *Id.*, Beiträge zur Histologie des Blutes. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XXXVII.
1892. GRIFFITHS, L'hémérythrine, pigment respiratoire contenu dans le sang de certains vers. *C. R. Acad. Sc.*, t. CXV.
1886. GROBBEN, Die Pericardialdrüsen der Lamellibranchiaten und Gastropoden. *Zool. Anz.* IX Jahrg.
1887. *Id.*, Die Pericardialdrüsen der Chaetopoden Anneliden nebst Bemerkungen über die perienterische Flüssigkeit derselben. *Sitz. d. K. Akad. wiss. Wien.*, Bd XCVII.
1901. GRUNBERG (C.), Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Leukocyten, Bd CLXIII.
1899. GRUNWALD (L.), Studien über die Zellen im Auswurf und in entzündlichen Ausscheidungen des Menschen. *Arch. f. path. Anat. u. Phys.*, Bd CLVIII.
1902. GUILLIERMOND (A.), Recherches cytologiques sur les levures. *Thèse Sciences*, Paris.
1906. *Id.*, Les corpuscules métachromatiques ou grains de volutine. *Bull. Inst. Pasteur*, t. IV, *Revue*.
1908. GUILLIERMOND et MAWAS, Caractères histochimiques des granulations des Mastzellen et rapport de ces corps avec la volutine des Protistes. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXIII.
1898. GULLAND (L.), The minute Structure of the digestive Tract of the Salmon and the Change which occur in it on freshwater. *Anat. Anz.*, Bd XV.
1857. HAECKEL (E.), De telis quibusdem Astaci fluviatilis. — Ueber die Gewebe des Flusskrebse. *Müllers' Archiv für Anat. und Phys.* (Blutgewebe, p. 540).
1862. *Id.*, Die Radiolarien.
1886. HALLER (Bela), Beiträge zur Kenntniss der Niere der Prosobranchien. *Morphol. Jahrb.*, Bd VIII.
1883. HAMANN (O.), Beiträge zur Histologie der Echinodermen, I. Die Holothuriern. *Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd XXXIX.
1883. *Id.*, Beiträge zur Histologie der Echinodermen, II. Die Asteriden anatomisch und histologisch untersucht. *Jena*, 1883.
1887. *Id.*, Beiträge zur Histologie der Echinodermen, III. Anatomie und Histologie der Echiniden und Spatangiden. *Jen. Zeitsch.*, Bd XXI.
1889. *Id.*, Beiträge zur Histologie der Echinodermen, IV. Anatomie und Histologie der Ophiuren und Crinoiden. *Jen. Zeitsch.*, Bd XXIII.
1892. HARDY (W.-B.), The blood-corpuscles of the Crustacea with a suggestion to the origin of the Crustacea fibrin-ferment. *Journ. of Physiol.*, vol. XIII.
1896. HECHT (E.), Contribution à l'étude des Nudibranches. *Mém. Soc. Zool. de France*, t. VIII.
1873. HEITZMANN (F.), Untersuchungen über das Protoplasma. I. Bau des Protoplasma. *Sitz. d. K. Akad. d. wiss. Wien.*, Bd LXVIII.
1865. HENSEN, Ueber das Auge einiger Cephalopoden. *Zeits. f. wiss. Zool.*, Bd V.
1889. HERBST, Anatomische Untersuchungen an *Scutigera coleoptrata*. *Inaug. Diss. Jena*.
1889. HÉROUARD (E.), Recherches sur les Holothuries des côtes de France. *Arch. zool. exp. et gén.*, 2^e série, vol. VII.

1872. HERTWIG (R.), Beiträge zur Kenntniss des Baues der Ascidien. *Jen. Zeitsch.*, vol. VII.
1897. HIRSCHFELD (H.), Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Leucocyten. *Arch. f. path. Anat. u. Phys.*, Bd CXL.
1898. Id., Zur Kenntniss der Histogenese der granulierten Knochenmarkzellen. *Arch. f. path. Anat. u. Phys.*, Bd CLIII.
1895. HUXLEY et PELSENER, Observations sur Spirula. *Bull. sc. Fr. et Belg.*, vol. XXVII.
1905. ISSEL (R.), Contributo allo studio dei pigmenti e dei linfociti. *Archivio di Fisiologia*, t. III.
1886. JAQUET, Recherches sur le système vasculaire des Annélides. *Mitth. Zool. Stat. zu Neapel*. Bd VI.
1898. JOLLY (J.), Recherches sur la valeur morphologique et la signification des différentes sortes de globules blancs. *Thèse Paris*.
1900. Id., Recherches sur la division indirecte des cellules lymphatiques granuleuses de la moelle des os. *Arch. Anat. micr.*, t. III.
1885. JOUBIN, Structure et développement de la branchie de quelques Céphalopodes des côtes de France. *Arch. Zool. exp. et gén.*, 2^e série, vol. III.
1890. Id., Recherches sur l'appareil respiratoire des Nautilus. *C. R. Soc. biol.*, t. XXVIII.
1883. JOURDAN, Recherches sur l'histologie des Holothurides. *Ann. Musée, Marseille*, Mém. n° 6.
1895. KENG (Lim Boon), On the coelomic fluid of *Lumbricus terrestris*, in reference to a protective mechanism. *Trans. Roy. Soc.*, vol. CLXXVI.
1893. KNOLL, Ueber die Blutkörperchen bei wirbellosen Thieren. *Sitzungb. der K. Akad. Wien.*, Bd CII, Abth. III.
1883. KOEHLER, Recherches sur les Échinides des côtes de Provence. *Ann. Musée, Marseille*, vol. I, Mém. n° 3.
1877. KOLLMANN, Der Kreislauf des Blutes bei den Lamellibranchiaten, Aplysien und Cephalopoden. *Zeits. f. wiss. Zool.*, Bd XXVI.
1907. KOLLMANN (Max), Sur les granulations leucocytaires des Scorpionides et des Aranéides. *C. R. Soc. biol.*, t. LXII.
- 1908 (a). Id., Réactions chromatiques et classification des granulations leucocytaires des Invertébrés. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CXLVI.
- 1908 (b). Id., Sur le rôle physiologique des granulations leucocytaires. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CXLVII.
1889. KOWALEVSKY (A.), Ein beiträg zur Kenntniss der Excretionorgane. *Biol. Centralb.*, t. IX.
1890. Id., Sur la rate des Mollusques. *Mém. Nat. Nouvelle Russie*, t. XV.
1892. Id., Einige Beiträge zur Bildung des Mantels der Ascidien. *Mém. Acad. imp. Sc. Saint-Petersbourg*, t. XXXVIII.
1893. Id., Sur les organes excréteurs des Arthropodes terrestres. *Trav. Congr. int. zool. Moscou*, 1892, 1^{re} partie.
1894. Id., Études expérimentales sur les glandes lymphatiques des Invertébrés. *Bull. Acad. imp. Sc. Saint-Petersbourg. Mélanges biologiques*, t. XIII.
- 1895 (a). Id., Sur une nouvelle glande lymphatique chez le Scorpion d'Europe. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CXXI.
- 1896 (b). Id., Études sur les glandes lymphatiques de quelques Myriapodes. *Arch. zool. exp. et gén.*, 3^e série, vol. III.
1896. Id., Sur les glandes lymphatiques de *Nereis cultrifera* et *Halla parthenopeia*. *Bull. Acad. Sc. Saint-Petersbourg*, t. III.
1896. Id., Sur les glandes lymphatiques des Néréides. *C. R. Congr. int. zool. Leyde*, 1895.

1900. KOSCHEWNIKOFF (G. A.), Ueber den Fettkörper und die œnocyten des Hönigbiene (*Apis Mellifera* L.). *Zool. Anz.*, Bd XXIII.
1896. KRÄPELIN, Phagocyten bei Bryozoen. *Zool. Anz.*, Bd XIX.
1880. KRUKENBERG, Beiträge zur Kenntniss des Respirationvorgänge bei wirbellosen Thieren. Blutfarbstoffe der Würmer. *Wergl. Stud.*, 2 Reihe, I Abth.
- 1882 (a). Id., Zur vergleichenden Physiologie der Lymph, Hydro und Hæmolymphe. *Vergl. Stud.*, 2 Reihe, I Abth.
- 1882 (b). Id., Blut und Lymphe von *Arenicola piscatorum*. *Vergl. Stud.*, 2 Reihe, II Abth.
1885. KÜKENTHAL (W.), Ueber die lymphoïden Zellen der Anneliden. *Jen. Zeits. f. Naturw.*, Bd VIII.
1898. KULWETZ (K.), Zur Bau der Brutabschnittes des Blutgefäss und Lymphsystems bei *Periplaneta orientalis*. *Arch. Zool. Kab. Univ. Warschau* (Analyse par Adelung in *Zool. Centralb.*, VII, p. 805, 1900.)
1901. KUNSTLER et GINESTE, Sur certains globules amiboïdes de la cavité générale des Crustacés inférieurs. *C. R. Soc. linn. de Bordeaux*.
- 1836-1838. LACAZE-DUTHIERS (H. de), Histoire de l'organisation et du développement du Dentale. *Ann. Sc. nat. Zool.*, 4^e série, t. V, VII, VIII.
1839. Id., Histoire et monographie du Pleurobranche orangé. *Ann. Sc. nat. Zool.*, 4^e série, t. XI.
- 1905 (a). LADREYT, Sur les tubes de Poli de *Sipunculus nudus* L. *Arch. zool. exp. et gén.*, 4^e série, t. III. Notes et revue.
- 1905 (b). Id., Sur certains phénomènes de dégénérescence des globules sanguins dans le liquide coelomique de *Sipunculus nudus* L. *Ass. fr. Avanc. des Sc.*, Congrès de Cherbourg, 2^e partie.
1890. LAGUESSE (E.), Recherches sur le développement de la rate chez les Poissons. *Thèse de Paris*.
1903. Id., Sur l'histogénèse de la fibre collagène et de la substance fondamentale de la rate chez les Sélaciens. *Arch. Anat. micr.*, vol. VI.
1898. LANGELAAN (W.), Les corpuscules sanguins des Crustacés décapodes et leur rôle phagocytaire. *Tisschr. d. Nederland. Vereenig.*
1878. LANKESTER (RAY), The vascular fluid of the Earthworm, a corpusculated fluid. *Quart. Journ. micr. Sc.*, vol. XVIII.
1881. Id., On *Thalassema neptuni*. *Zool. Anz.* Bd IV.
1883. Id., On *Hamingea arctica*. *Ann. and Magaz. Nat. Hist.*, sér. 5, t. XII.
1884. Id., On the squeleto-trophic tissue and coxal glands of *Limulus*, *Scorpio* and *Mygale*. *Quart. Journ. micr. Sc.*, XXIV.
1894. LATZEL (Robert), Die Myriopoden der Oesterreichisch-ungarischen Monarchie. *Wien*.
1850. LEYDIG (F.), Ueber *Paludina vivipara*. *Zeits. f. wiss. Zool.*, Bd II.
1837. Id., Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt a. M.
- 1902 (a). LEVADITI (C.), Le leucocyte et ses granulations. *Scientia*, n^{os} 15 et 16, Paris.
- 1902 (b). Id., Contribution à l'étude des Mastzellen et de la Mastzellen-Leucocytose. *Thèse de Paris*.
1904. Id., Ueber Lymphocyten granula. *Virchow's Archiv*, Bd CLXXX.
1905. Id., Les nouvelles recherches sur le globule blanc. *Bull. Inst. Past., Revue*, n^{os} 19-22.
1854. LIEBERKÜHN, Ueber die Psorospermien. *Müller's Archiv*.
1902. LIST (Th.), Die Mytiliden. I. *F. u. Fl. di golfes von Neapel*, Mon. 27.
1902. LOEB (Leo), On the Blood-Lymph-cells and Inflammatory processes of *Limulus*. *Journ. med. Research*, t. VII.
1903. Id., On the coagulation of the blood of some Arthropoda and on the In-

- fluence of Pressure and Traction on the Protoplasma of the Blood-cells of the Arthropods. *Biol. Bull. Boston*, vol. IV.
1898. LOISEL (G.), Contribution à l'histophysiologie des Éponges. — I. Les fibres de *Reniera*. — II. Actions des substances colorantes sur les Éponges vivantes. *Journ. Anat. et Physiol.*, vol. XXXIV.
1906. LOEWENTHAL, Contribution à l'étude des granulations chromatiques ou nucléoïdes. *Journ. Anat. et Phys.*, vol. XLII.
1846. LÖWIG et KÖLLIKER, De la composition et de la structure des enveloppes des Tuniciers. *Ann. Sc. nat. Zool.*, 3^e série, t. V.
1889. LÖWIT, Ueber die Beziehungen der weissen Blutkörperchen zur Blutgerinnung. *Ziegler's Beiträge*.
- 1891 (a). Id., Ueber amitotische Kerntheilung. *Biol. Centralbl.*
- 1891 (b). Id., Ueber Neubildung und Beschaffenheit der weissen Blutkörperchen. *Ziegler's Beitr.*, Bd X.
- 1894-1907. LUDWIG et HAMANN, Echinodermata. *Bronn's Tierreich*.
1903. MARINO, Sur la non existence des neutrophiles d'Ehrlich dans le sang de l'homme et du singe. *Ann. Inst. Past.*, t. XVII.
1904. Id., Coloration des Protozoaires. *Ann. Inst. Past.*, t. XVIII.
1896. MARTINOW (W.), Biologische Untersuchungen an Isopoden. *Mém. Acad. imp. Saint-Petersbourg*, 7^e série, t. III. (En russe; analysé in *Zool. Centralbl.*, 1897.)
1907. MAUMUS (J.), Les altérations nucléaires. Contribution à l'étude sur la mort de la cellule. *Thèse de médecine*, Paris.
1888. MAURICE (Ch.), Étude monographique d'une espèce d'Ascidie composée (*Fragarioides aurantiacus* n. sp.). *Arch. Biol.*, vol. VIII.
1893. MAZZARELLI, Monographia della Aphysiidae del golfo di Napoli. *Mem. Soc. ital. Sc.*, 3^e série, t. IX.
1895. MESNIL (A.), Sur le mode de résistance des Vertébrés inférieurs aux invasions microbiennes artificielles. *Ann. Inst. Past.*, t. IX.
1899. METALNIKOFF (S. J.), Das Blut und die Excretionsorgane von *Sipunculus nudus*. *Mith. Zool. Stat. z. Neapel*, Bd XIII.
1900. Id., *Sipunculus nudus*. *Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd LXVIII.
1892. METCHNIKOFF, Leçons sur la pathologie comparée de l'inflammation. Paris.
1902. Id., L'immunité dans les maladies infectieuses. Paris.
1887. MEYER (Ed.), Studien über die Körperbau der Anneliden. *Mith. zool. Stat. zu Neapel*, Bd VIII.
1901. Id., Studien über die Körperbau der Anneliden. *Mith. zool. Stat. zu Neapel*, Bd XIV.
- 1902 (a). MEZINCESCU (D.), Contribution à la morphologie comparée des leucocytes. *Arch. med. exp.*, vol. XIV.
- 1902 (b). Id., Sur les formes régressives des leucocytes dans le sang, *C. R. Soc. Biol.*, t. LIV.
1902. MICHAELIS et WOLFF, Ueber granula in Lymphocyten. *Arch. f. path. Anat. und. Physiol.*, Bd CLXVII.
1900. MICHAELSEN (W.), Oligochaeta. *Das Tierreich*.
1888. MICHEL, Sur la prétendue fusion des cellules lymphatiques en plasmodies. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, t. CVI.
1905. MICULICICH (M.), Zur Kenntniss der Gattung *Brachiella* Cuv. und der organisation der Lernæopodiden. *Zool. Anz.*, Bd XXVIII.
1892. MINCHIN (E. A.), Some Points on the Histology of *Leucosolenia clathrus*. *Zool. Anz.*, Bd XV.
1892. Id., Materials for a Monograph of the Ascons. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, vol. XV.
1903. NEUMANN (E.), Hæmatologische Studien, Die Variabilität der Leucocyten. *Arch. f. path. Anat. und. Physiol.*, Bd CLXXIV.

1845. NEWPORT, On the structure and development of the blood. I. The development of the blood-corpuscles in Insects and other Invertebrata of Man and of Vertebrata. *Ann. of nat. Hist.*, t. XVI.
1897. NUSBAUM et RAKOWSKI, Ein beitrage zu näheren Kenntniss der Anatomie des Rückengefäss und der sog. Herzkörpers bei den Enchytreiden. *Biol. Centralb.*, vol. XVII.
1904. OPIE, The occurrence of cells with eosinophile granulations and their relation to nutrition. *Amer. Journ. of the med. Sc.*
- 1891-1894. ORTMANN (A.), Die Decapoden-Krebse des Strassburger Museums. *Zool. Jahrb. Abt. Syst.*, V, VI, VIII.
1895. OWSJANNIKOW, Ueber Blutkörperchen. *Bull. Acad. imp. Sc. Saint-Petersbourg*, 5^e série, vol. II.
1907. PAPPENHEIM, Ueber Mastzellen. *Folia hematol.*, Bd IV.
1894. PELSENEER, Recherches sur divers Opisthobranches. *Mém. cour. Acad. roy. Belg.*, t. LIII.
1902. PÉREZ (Ch.), Contribution à l'étude des métamorphoses. *Bull. Sc. Fr. et Belg.*, t. XXXV.
- 1874-1881. PERRIER (E.), Études sur l'organisation des Lombriciens terrestres. *Arch. Zool. exp. et gén.*, 1^{re} série, vol. III et IX.
1875. Id., Recherches sur l'appareil circulatoire des Oursins. *Arch. Zool. exp. et gén.*, 1^{re} série, vol. IV.
1882. PERRIER (Ed.) et POIRIER (J.), Sur l'appareil circulatoire des Étoiles de mer. *C. R. Acad. des Sc.*, t. XCIV.
1886. Id., Recherches sur l'organisation des Étoiles de mer. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CII.
- 1886-1890. Id., Mémoires sur l'organisation et le développement de la Comatulide de la Méditerranée. *Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Paris*, 2^e série, vol. IX, et 3^e série, vol. I.
1887. Id., Sur le corps plastidogène ou prétendu cœur des Échinodermes. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CIV.
1889. PERRIER (Rémy), Anatomie et physiologie du rein des Gastéropodes Prosobranches. *Ann. Sc. nat. Zool.*, 7^e série, vol. VIII.
1904. PETIT (A.), Sur la pyknose du noyau des hématies. *C. R. Soc. Biol.*, t. VIII.
1898. PICTON, On the Hearth-body and coelomic fluid of certain Polychæta. *Quart. Journ. micr. Sc.*, vol. XLI.
1898. Id., On the corpuscles of certain marine Worms. *Trans. biol. Soc. Liverpool*, vol. XII.
1905. PIETSMANN (V.), Zur Kenntniss der Axialorgans und der ventralen Bluträumen der Asteriden. *Arch. Inst. Wien.*, Bd XVI.
1888. PLATE (L.), Bemerkungen über die Organisation der Dentalium. *Zool. Anz.*, Bd XI.
1892. Id., Ueber den Bau und die Verwandtschaftbeziehungen der Solenoconchen. *Zool. Jahrb., Abth. Anat.*, Bd V.
1897. Id., Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen. *Zool. Jahrb.*, Suppl. IV.
1898. Id., Ueber regenerative Amitose, Degenerationerscheinungen und Phagocyten an den Athenröhren der Janellen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd LI.
1880. POUCHET (G.), Note sur les leucocytes de Semmer et les « cellules éosinophiles » d'Ehrlich. *Journ. Anat. et Phys.*, vol. XVI.
1882. Id., Sur le sang des Crustacés. *Journ. Anat. et Phys.*, vol. XVIII.
1903. PRENANT, BOUIN et MAILLARD, Traité d'Histologie, Paris.
1887. PROUHO (H.), Recherches sur *Dorocidaris papillata* et quelques autres Échinides de la Méditerranée. *Arch. Zool. exp. et gén.*, 2^e série, vol. V.
1850. QUATREFAGES (A. de), Études sur les types inférieurs de l'embranchement des Annelés. *Ann. Sc. nat. Zool.*, 3^e série, vol. XIV.

1895. RACOVITZA (E. G.), Sur le rôle des amibocytes chez les Annélides Polychètes. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CXX.
1875. RANVIER, Recherches sur les éléments du sang. *Arch. Physiol.*, t. X.
1889. Id., Traité technique d'Histologie. 2^e édition, Paris.
- 1888-1891. RAWITZ (B.), Der Mantelrand der Acephalen. *Jen. Zeits. f. Naturw.*, Bd XXII et XXIV.
1893. RENAUT (J.), Traité d'histologie pratique, Paris.
1896. ROSA (D.), Les lymphocytes des Oligochètes. *Arch. ital. de Biol.*, vol. XXV.
1896. Id., I linfociti dei Oligochæti. *Mem. Acad. Torino*, vol. XLV.
1898. Id., I pretesi rapporti genetici tra i linfociti ed il chloragogeno. *Atti della R. Acad. della Sc. di Torino*, XXXIII, et *Arch. ital. Biol.*, XXX.
1901. RIBAUCCOURT (E. de), Les néphrocytes. *C. R. Soc. Biol.*, t. LIII.
1859. ROUGET, Note sur l'existence des globules du sang colorés chez plusieurs espèces d'animaux invertébrés. *Journ. de la Physiol.*, vol. II.
1886. ROULE, Sur quelques particularités histologiques des Mollusques acéphales. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CIII.
1887. Id., Recherches histologiques sur les Mollusques Lamellibranches. *Journ. Anat. et Phys.*, t. XXIII.
1877. SABATIER, Études sur la Moule commune (*Mytilus edulis*). *Mém. Acad. de Montpellier, Sciences*.
1907. SABRAZÈS (J.) et LEFAS (Ch.), Granulome à Mastzellen et à éosinophiles. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXIII.
1895. SACHAROFF, Ueber die Entstehung der eosinophilen Granulationen des Blutes. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XLV.
1898. SAINT-HILAIRE (C.), Ueber die Wanderzellen in der Darmwand der Seeigel. *Trav. Soc. imp. nat. Saint-Petersbourg*, vol. XXVIII. (En russe; résumé détaillé en allemand.)
1903. Id., Untersuchungen über die Stoffwechsel in der Zelle und in die Gewebe. *Trav. Soc. imp. Nat. Saint-Petersbourg*, vol. XXXIV. (En russe; résumé en allemand.)
1904. Id., Ueber den Bau des Protoplasma in den Leucocyten. *Trav. Soc. imp. Nat. Saint-Petersbourg*, vol. XXXV. (En russe; résumé en allemand.)
1889. SCHAEFFER, Beiträge zur Histologie der Insekten. *Zool. Jahrb. Anat.*, Bd III.
1895. SCHMAUS et ALBRECHT, Ueber Karyorhexis. *Virchow's Archiv.*, Bd LVII.
1896. SCHNEIDER (G.), Ueber phagocytäre Organe und Chloragozellen der Oligochæten. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, Bd LXI.
1899. Id., Ueber Phagocytose und Excretion bei den Anneliden. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, Bd LXVI.
1902. SCHNEIDER (K. C.), Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. *Jena*.
1885. SCHULER, Ueber die Beziehungen der cavernöse Räume in Bindegewebe der Anodonta. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XXX.
1869. SCHWALBE (G.), Kleinere Mittheilungen zur Histologie wirbelloser Thiere. I. Beiträge zur Kenntniss des Blutes wirbelloser Thiere. *Archiv f. mikr. Anat.*, Bd V.
- 1893-1907. SEELIGER, Tunicata. *Bronn's Tierreich*.
1907. SELYS-LONGCHAMP (DE), La Phoronis. *F. u. Fl. des Golfes v. Neapel*, 30^e Monographie.
1907. SÉMICHON (L.), Recherches morphologiques et biologiques sur quelques Mellifères solitaires. *Bull. Sc. Fr. et Belg.*, t. XL.
1903. SIEDLECKI, Quelques observations sur le rôle des amibocytes dans les coelome d'une Annélide. *Ann. Inst. Past.*, t. XVII.
- 1892-1894. SIMROTH, Scaphopoda. *Bronn's Tierreich*.

1904. STEPHAN, Remarques sur le tissu conjonctif d'*Aplysia punctata*. *C. R. Soc. Biol.*, t. LVI.
1907. ID., Le fonctionnement des grandes cellules à granulations éosinophiles du tissu lymphoïde du Protoptère. *C. R. Soc. Biol.*, t. LIX.
1900. STEWART, On the nephridium of *Nephtys caeca* Fabr. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 7^e série, vol. V.
1906. SUSSLOFF, Ueber die Phagocytose, die Excretionorgane und das Herz einiger Insekten. *Trav. Soc. imp. Nat. Saint-Petersbourg*. (En russe, résumé dans *Zool. Centralbl.*, 1907.)
1896. THEEL (H.), Remarks on the activity of amœboïds cells on the Echinoderms. *Festschrift f. Lilljeborg*. Upsala.
1897. THIELE, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Amphineuren. *Zeits. f. wiss. Zool.*, Bd LVIII.
- 1879-80. VAYSSIÈRE (A.), Anatomie des Bullidés. *Ann. Sc. nat. Zool.*, 6^e série, vol. IX.
1883. ID., Recherches anatomiques sur les Mollusques de la famille des Bullidés. *Ann. Sc. nat. Zool.*, 6^e série, vol. XV.
1885. ID., Recherches anatomiques et zoologiques sur les Mollusques Opisthobranches du golfe de Marseille. *Ann. Mus. Hist. natur. de Marseille*, t. II.
1892. VIREN, Studien über Solenogastren. *Kongl. Svenha vel Akad. Handbugar.*, t. XXV.
1900. VELICHI (J.-A.), Quantitative Spectralanalyse der roten Blutkörperchen bei wirbellosen Tieren. *Dissert. Berlin* (Lab. Engelmann).
1888. VOGT (C.) et YUNG (E.), Anatomie comparée pratique. *Paris*.
1887. WAGNER (W.), Du sang chez les Araignées. *Arch. slaves de Biol.*, t. III.
1888. ID., La mue des Araignées. *Ann. Sc. nat. Zool.*, 7^e série, vol. VI.
1884. WEGMANN, Contribution à l'histoire naturelle des Haliotides. *Arch. Zool. exp. et gén.*, 2^e série, t. II.
1907. WEIDENREICH, Zur Kenntniss der Zellen mit basophilen Granulationen im Blut ind Bindengewebe. *Folia hematologica*, Bd V.
1846. WHARTON-JONES, The blood-corpuscles considered in its different phases of development in the animal series. *Phil. Trans.*
1892. WHEELER, Concerning the blood-tissue of the Insekta. *Psyche*, vol. VI.
1886. WIESLOWIEJSKI, Ueber das Blutgewebe der Insekten. *Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd XLIII.
1900. WILLEM et MINNE, Recherches sur l'excrétion chez quelques Annélides. *Mém. cour., Acad. de Belg.*, t. LVII.

EXPLICATION DES PLANCHES

Toutes les figures sont dessinées à la chambre claire d'Abbe au grossissement uniforme de 1 300 diamètres, sauf pour les figures 1 et 79, pl. I et figures 1, 73 et 74, pl. II où il est réduit à 1 000.

<i>c.g.</i> , cellule glandulaire.	<i>m</i> , membrane.
<i>c.l.</i> , cellule lymphoïde.	<i>n</i> , noyau.
<i>c.sp.</i> , cellule sphéruleuse.	<i>n.p.</i> , noyau pyknotique.
<i>g.a.</i> , gouttelette adipeuse.	<i>sp</i> , sphérule.
<i>i</i> , inclusion.	<i>st</i> , stroma.
<i>l₁</i> , leucocyte hyalin stade I.	<i>st.e.</i> , stroma externe.
<i>l₂</i> , leucocyte hyalin stade II.	<i>st.i.</i> , stroma interne.
<i>l.g.</i> , leucocyte granuleux.	<i>v</i> , vacuole.

PLANCHE I

- Fig. 1. — *Buthus occitanus* Amor. — Organe lymphoïde (glande de Blanchard). Coupe : Lindsay, safranine-vert lumière ; *st*, stroma ; *c.l.*, cellule lymphoïde ; *l₂*, leucocyte hyalin, stade II ; *l.g.*, leucocyte granuleux ; *c.sp.*, cellule sphéruleuse.
- Fig. 2-6. — *Luidia ciliaris* Phil. — Leucocytes. Zenker, triacide. Phases successives de l'évolution leucocytaire ; *n.p.*, noyau pyknotique ; *i*, inclusion.
- Fig. 7 et 8. — *Luidia ciliaris* Phil. — Deux phases de la division directe des leucocytes. Zenker, toluidine-éosine-orange.
- Fig. 8. — *Tethya lyncurium* Lam. — Cellule sphéruleuse contenant des sphérules hétérochromatiques ; *n*, noyau. Coupe, Zenker, Unna.
- Fig. 10. — *Stichopus regalis* Cuv. — Leucocyte granuleux. Lindsay, safranine-vert lumière.
- Fig. 11 à 13. — *Stichopus regalis* Cuv. — Leucocytes. Lindsay, safranine-vert lumière. Phases successives de l'évolution ; en 11 et 12 le noyau est simple ; en 13 il est divisé en deux.
- Fig. 14. — *Paracentrotus lividus* Lam. — Leucocyte hyalin. Zenker, triacide.
- Fig. 15 et 16. — *Paracentrotus lividus* Lam. — Cellules sphéruleuses. Zenker, Unna. Fig. 15 : cellule partiellement écrasée ; *n*, noyau ; fig. 16 : cellule intacte, à noyau invisible.
- Fig. 17. — *Holothuria nigra* L. — Cellule sphéruleuse. Zenker, triacide.
- Fig. 18 et 19. — *Holothuria nigra* L. — Leucocytes granuleux. Zenker, triacide.
- Fig. 20. — *Phascolosoma elongata* de Quatrf. — Cellule sphéruleuse. Zenker, triacide ; *n*, noyau.
- Fig. 21 à 24. — *Sipunculus nudus* L. — Leucocytes. Zenker, triacide. Fig. 21 : leucocyte hyalin ; fig. 22 : apparition des granulations ; fig. 23 : petit leucocyte déjà bourré de granulations ; fig. 24 : leucocyte granulé, volume normal.
- Fig. 25. — *Sipunculus nudus* L. — Hématie. Lindsay, toluidine-éosine-orange.
- Fig. 26 et 27. — *Nephtys Hombergii* Aud. et Edw. — Leucocytes. Zenker, triacide. Fig. 26 : leucocyte hyalin ; fig. 27 : leucocyte granulé à noyau bilobé.

- Fig. 28 à 31. — *Arenicola marina* L. — Leucocytes. Zenker, triacide. Fig. 28 et 29 : leucocytes hyalins ; fig. 30 : première apparition des granulations ; fig. 31 : leucocyte granulé.
- Fig. 32. — *Glycera convoluta* Kef. — Hématie. Zenker, Unna-éosine ; *gr. ex.* grains d'excrétion.
- Fig. 33 et 34. — *Glycera convoluta* Kef. — Leucocytes. Zenker, triacide. Fig. 33 : leucocyte granulé ; *v*, vacuole ; fig. 34 : leucocyte hyalin.
- Fig. 35 à 40. — *Tegenaria parietina* L. — Leucocytes. Lindsay, safranine-vert lumière. Fig. 35 : leucocyte hyalin, stade I ; fig. 36 : même élément en mitose ; fig. 37 : leucocyte hyalin, stade II ; fig. 38 et 39 : même élément en mitose ; remarquer la disposition des chromosomes dans la cellule 38 ; fig. 40 : cellule à vacuole.
- Fig. 41 à 43. — *Tegenaria parietina* L. — Leucocytes granulés. Fig. 41 : Zenker, triacide, noyau polymorphe ; fig. 42 : Zenker, Unna ; leucocyte granulé en mitose ; fig. 43 : leucocyte granulé, noyau simple ; Zenker, Unna.
- Fig. 44. — *Lycosa radiata* Latr. — Leucocyte granuleux. Zenker, Unna-éosine-orange.
- Fig. 45. — *Subella pavonina* Sav. — Cellule adipo-sphéruleuse. Coupe, Zenker, triacide ; *g.a*, gouttelettes adipeuses. La graisse a disparu à la suite de l'inclusion ; *sp*, sphérules.
- Fig. 46 à 49. — *Phallusia mamillata* L. — Leucocytes. Zenker, triacide. Fig. 46 et 47 : leucocytes hyalins, stades I et II ; fig. 48 : apparition des granulations ; fig. 49 : leucocytes granuleux.
- Fig. 50. — *Phallusia mamillata* L. — Leucocyte renfermant une grande vacuole à contenu réticulé. Lindsay, safranine.
- Fig. 51 et 52. — *Phallusia mamillata* L. — Cellules vacuolaires à deux états de développement.
- Fig. 53. — *Polycarpa varians* Hell. — Cellule sphéruleuse. Zenker, Unna.
- Fig. 54 et 55. — *Polycarpa varians* Hell. — Leucocytes granuleux. Zenker, triacide. Fig. 54 : apparition des granulations ; fig. 55 : leucocyte bourré de granulations.
- Fig. 56 à 59. — *Molgula impura* Hell. — Leucocytes. Zenker, triacide. Fig. 56 et 57 : leucocytes hyalins, stades I et II ; fig. 58 et 59 : leucocytes granulés.
- Fig. 60 et 61. — *Cynthia papillosa* L. — Leucocytes. Zenker, toluidine-éosine-orange. Fig. 60 : leucocyte hyalin ; fig. 61 : leucocyte granulé.
- Fig. 62 à 65. — *Eledone Aldrovandi* Raf. — Leucocytes. Zenker, triacide. Fig. 63 : noyau simple ; fig. 61, 64, 65 : noyaux polymorphes ou doubles.
- Fig. 66 à 68. — *Dentalium entale* L. — Leucocytes. Coupe Lindsay, safranine-vert lumière. Fig. 67 : leucocyte hyalin, stade I ; fig. 66 et 68 : leucocytes hyalins stade II.
- Fig. 69 à 71. — *Paludina vivipara* L. — Leucocytes. Fixation par les vapeurs d'acide osmique, dessiccation, triacide. Fig. 69 : leucocyte hyalin ; fig. 70 : leucocyte granuleux ; fig. 71 : leucocyte hyalin chargé de granules pigmentaires.
- Fig. 72. — *Spirographis Spallanzanii* Viv. — Cellule sphéruleuse. Coupe, Zenker, safranine-vert lumière ; *m*, membrane ; *g.a*, vacuoles occupées sur le vivant par de la graisse ; *sp*, sphérules.
- Fig. 73 à 75. — *Spirographis Spallanzanii* Viv. — Développement des cellules adipo-sphéruleuses. Fig. 75 : Jeune cellule ressemblant beaucoup à un leucocyte, ne possédant pas de membrane et renfermant des globules de graisse ; fig. 74 : apparition de la membrane, *m* ; fig. 73 : apparition des sphérules, *sp*.
- Fig. 76. — *Spirographis Spallanzanii* Viv. — Leucocyte. Lindsay, safranine-vert lumière.
- Fig. 77. — *Paracentrotus lividus* Lam. — Organe lymphoïde (glande ovoïde).

Coupe, Lindsay, Magenta-Benda; *st*, stroma; *c.l*, cellules lymphoïdes. Certaines de ces cellules sont individualisées, et sont identiques aux leucocytes hyalins (fig. 14). Les autres sont syncytiales.

Fig. 78. — *Murex trunculus* L. — Organe lymphoïde (glande néphridienne). Coupe; Lindsay, safranine-vert lumière; *st*, stroma (de nature cellulaire); *c.l*, cellules lymphoïdes (identiques aux globules sanguins); *c.sp*, cellules sphéruleuses.

Fig. 79. — *Sepia officinalis* L. — Organe lymphogène (corps blanc de l'œil). *st*, stroma (de nature cellulaire); *c.l*, cellules lymphoïdes granuleuses; *n.pl*, noyaux polymorphes; *n.p*, noyaux pyknotiques. Les membranes intercellulaires ne semblent, selon toute apparence, être que les plus fines ramifications du stroma (Voyez en *).

PLANCHE II

Fig. 1. — *Doris tuberculata* L. — Organe lymphoïde. Coupe : Lindsay, safranine-vert lumière; *p*, cellule formant la paroi des canalicules glandulaires; *c.g*, cellules glandulaires; *st.i*, stroma interne; *st.e*, stroma externe.

Fig. 2 à 5. — *Lumbricus herculeus* Sav. — Leucocytes : Lindsay, Magenta-Benda. Fig. 2, leucocyte hyalin stade I; fig. 4, leucocyte hyalin, stade II; fig. 3, première apparition des granulations; fig. 5, leucocyte granulé; le noyau qui est ici sphérique est souvent aussi plus ou moins incurvé comme dans la figure 4 ou même polymorphe.

Fig. 6 à 9. — *Pisa tetradon* Penn. — Leucocytes. Zenker, 6, 7 et 8, triacide, 9 Unna. Fig. 6, leucocyte hyalin, stade I; fig. 7, leucocyte hyalin, stade II; fig. 8 et 9, leucocyte granulé.

Fig. 10 et 11. — *Corystes cassivelaunus* Penn. — Leucocytes. Zenker. mélange C. Fig. 10 : leucocyte granulé, à la première phase de la dissolution. On observe quelques granulations moins acidophiles (brunes) que la généralité des autres (jaunes); fig. 11 : dégénérescence (?); les granulations sont partiellement rassemblées en masses volumineuses, mais le noyau est intact.

Fig. 12 et 13. — *Maia squinado* Rond. — Leucocytes granulés. Zenker, Unna. Fig. 12 : granulé normal; fig. 13 : première phase de la dissolution; certaines granulations sont plus basophiles que les autres.

Fig. 14 à 16. — *Armadillo vulgaris* Latr. — Leucocytes ; Zenker, triacide. Fig. 14 : leucocyte hyalin, stade I; fig. 15 : dissolution des granulations; fig. 16 : leucocyte granulé à noyau polymorphe.

Fig. 17 et 18. — *Talitrus locusta* Pall. — Leucocytes. Zenker, triacide. Fig. 17 : leucocyte granulé normal; fig. 18 : leucocyte à noyau pyknotique.

Fig. 19 et 20. — *Carcinus mænas* Penn. — Leucocytes hyalins. Lindsay. Fig. 19 : Leucocyte hyalin, stade I, coloré au triacide; fig. 20 : même élément en voie de division, dans le sang, coloré à la safranine-vert lumière.

Fig. 21 et 22. — *Carcinus mænas* Penn. — Leucocytes granulés. Zenker, fig. 21, triacide; fig. 22, mélange C.

Fig. 23 à 26. — *Carcinus mænas* Penn. — Dissolution de granulations. Zenker, mélange C. Fig 23 à 25 : raréfaction progressive des granulations; fig. 26 : état définitif, triacide.

Fig. 27 et 28. — *Carcinus mænas* Penn. — Deux stades successifs du développement des granulations. Zenker, mélange C. Fig. 27 : nombreuses granulations très fines formant une sorte de précipité; fig. 28 : les granulations sont moins nombreuses, mais plus volumineuses. A l'un comme à l'autre stade, ces granulations sont encore très peu acidophiles.

Fig. 29. — *Chiton marginatus* Penn. — Cellule de Leydig. Zenker, safranine-vert lumière.

- Fig. 30 et 31. — *Schizophyllum mediterraneum* Latz. — Leucocytes granulés. Zenker, triacide.
- Fig. 32 et 33. — *Buthus occitanus* Amor. — Leucocytes hyalins. Zenker, fuchsine acide-vert de méthyle. Fig. 32 : leucocyte hyalin, stade I; fig. 33 : leucocyte hyalin stade II.
- Fig. 34 et 35. — *Buthus occitanus* Amor. — Cellules sphéruleuses. Fig. 34 : Zenker, non acétique, Unna; sphérules conservées; fig. 35 : Lindsay additionné de 5 p. 100 d'acide acétique, Unna; sphérules dissoutes.
- Fig. 36. — *Buthus occitanus* Amor. — Leucocyte granulé; Zenker, triacide. Remarquer l'aspect bacilliforme des granulations.
- Fig. 37 à 39. — *Buthus occitanus* Amor. — Développement des granulations.
- Fig. 40. — *Buthus occitanus* Amor. — Leucocyte granulé en voie de mitose. Zenker, hématoxyline au fer.
- Fig. 41 à 44. — *Oeschna (cyanea)* L. ?). — Leucocytes de la larve. Fig. 41 : leucocyte hyalin, stade I, Zenker, fuchsine acide-vert de méthyle; fig. 42 : leucocyte stade II en mitose, Zenker, safranine-vert lumière; fig. 43 : leucocyte granulé, Zenker, Unna; fig. 44 : leucocyte granulé, Zenker, triacide.
- Fig. 45. — *Mya truncata* L. — Leucocyte granulé. Zenker, triacide.
- Fig. 46 à 51. — *Tapes perforans* L. — Leucocytes; Zenker, triacide. Fig. 46 : leucocyte hyalin; fig. 47 : leucocyte granulé à noyau sphérique; fig. 48 et 50 : leucocyte granulé dont le noyau commence à se diviser; fig. 49 : leucocyte granulé à noyau divisé en deux masses; fig. 51 : leucocyte granulé à noyau pyknotique.
- Fig. 52 et 53. — *Anodonta cygnea* L. — Leucocytes; sang extrait par ponction du pied, fixé sur lame par les vapeurs d'acide osmique, desséché et coloré au triacide. Fig. 52 : Leucocyte granulé; fig. 53 : leucocyte hyalin chargé de granulations excrétrices (individu observé en avril).
- Fig. 54 à 57. — *Mytilus edulis* L. — Fig. 54 : Rundzellen; Coupe de bord du manteau; Zenker, triacide; fig. 55 : cellule granuleuse libre du sang intermédiaire entre les leucocytes granulés et les Rundzellen; fig. 56 : leucocyte granulé; fig. 57 : leucocyte hyalin; fig. 55-57 : sang extrait par ponction du pied, Zenker, triacide.
- Fig. 58 à 61. — *Helix pomatia* L. — Leucocytes; Zenker, toluidine-éosine-orange; taille et forme du noyau variable; i, inclusion.
- Fig. 62-63. — *Scrobicularia piperata* L. — Leucocytes : Zenker, triacide. Fig. 62 : leucocyte hyalin; fig. 63 : leucocyte granulé.
- Fig. 64. — *Chiton marginatus* Penn. — Cellule sphéruleuse. Zenker, safranine-vert de méthyle. Les sphérules sont hétérochromatiques.
- Fig. 65. — *Helix pomatia* L. — Cellule sphéruleuse. Coupe mince dans le pied; Lindsay, Magenta-Benda.
- Fig. 66. — *Dentalium entale* L. — Cellule sphéruleuse. Coupe, Lindsay, Magenta-Benda.
- Fig. 67 à 71. — *Trivia europæa* L. — Leucocytes. Coupe, Lindsay, safranine-vert lumière. Fig. 67 et 68 : leucocytes hyalins, stades I et II; fig. 69 : dégénérescence pyknotique du noyau; fig. 70 : karyorhexie succédant à la pyknose. Dans ces deux cellules le cytoplasma semble dégénérer parallèlement au noyau; fig. 71 : karyokinèse dans un leucocyte hyalin, stade I.
- Fig. 72. — *Glycera gigantea* Qfq. — Cellule énigmatique. Lindsay, safranine-vert lumière.
- Fig. 73. — *Astacus fluviatilis* Auct. — Organe lymphogène (glande stomacale). Coupe, Lindsay, Magenta-Benda; st, stroma de nature fondamentalement cellulaire, mais devenu entièrement fibrillaire; c.l, cellules lymphoïdes.
- Fig. 74. — *Dromia vulgaris* M. Edw. — Organe lymphogène (glande stomacale). Coupe, Lindsay, Magenta-Benda; st, stroma; bien que ressemblant à celui de l'Écrevisse, la nature cellulaire primitive y est encore parfaite-

ment reconnaissable; *c.l.*, cellules lymphoïdes; *n.p.*, noyau pyknotique. Fig. 75. — *Sipunculus nudus* L. — Organe lymphoïde. Coupe, Lindsay, Unna-éosine; *st*, stroma; *c.l.*, cellules lymphoïdes. Le stroma est de nature purement conjonctive. Les noyaux sont les restes de cellules lymphoïdes pincées entre les fibres du stroma. Ce stroma dessine des mailles serrées, polyédriques, contenant chacune une ou plusieurs cellule lymphoïdes. Dans les points où ces cellules remplissent totalement les mailles, le tissu prend une apparence épithéloïde. Les cellules lymphoïdes arrondies ressemblent de très près aux leucocytes hyalins, stade I.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS.....	1
-------------------	---

PREMIÈRE PARTIE

Historique général. — Les leucocytes.....	7
Organes lymphoïdes et organes lymphogènes.....	15
Technique.....	18
Remarque sur l'analyse chromatique.....	21

DEUXIÈME PARTIE

CHAPITRE PREMIER. — Tuniciers. — Historique.....	30
Observations.....	32
CHAPITRE II. — Mollusques. — A. Gastéropodes. — Le sang.....	44
Organes lymphoïdes.....	47
Cellules sphéruleuses.....	53
B. Amphineures.	56
C. Scaphopodes.	58
D. Lamellibranches. — Le sang.....	59
Éléments granulés du tissu conjonctif.....	66
E. Céphalopodes. — Le sang.....	69
Organe lymphogène.....	74
CHAPITRE III. — Arthropodes. — A. Crustacés. — Évolution des leucocytes.....	75
Granulations.....	78
Développement et dissolution des granulations.....	83
Influence du jeûne.....	89
Influence de l'alimentation.....	91
Influence de la mue.....	94
Influence des parasites.....	96
Influence de l'âge et du sexe.....	98
Rôle des granulations leucocytaires.....	100
Cellules sphéruleuses.....	101
Organes lymphogènes.....	103
B. Arachnides. — SCORPIONIDES. Le sang.....	107
Organe lymphoïde.....	115
ARANÉIDES.....	118
C. Myriapodes. — CHILOPODES.....	125
DIPLOPODES.....	127
D. Insectes. — Le sang.....	129
Multiplication des leucocytes. — Organes lymphogènes.....	132
Tissu adipeux. OËnocytes.....	135
CHAPITRE IV. — Vers. — A. Polychètes. — Liquide cœlomique.....	138
Organes lymphogènes.....	151
B. Géphyriens. — Hématies.....	156

Leucocytes.....	162
Organes lymphogènes.....	166
C. Oligochètes	170
CHAPITRE V. — Échinodermes . — A. Astérides . — Liquide coelomique.....	175
Organes lymphoïdes.....	177
B. Échinides . — Liquide coelomique.....	180
Organe lymphoïde.....	184
C. Holothurides	185
CHAPITRE VI. — Spongiaires	189
CHAPITRE VII. — Hydriaires	193

TROISIÈME PARTIE

Cellule lymphoïde. — Diverses espèces de leucocytes ; leur évolution	196
Comparaison avec les Vertébrés	201
Granulations leucocytaires	205
Nature et rôle des granulations	208
Propriétés physiologiques des leucocytes	211
Origine et évolution histologiques et physiologique de la cellule lymphoïde	212
Tissu et organes lymphoïdes. — Évolution du tissu et de l'appareil lymphoïdes	215
Structure des organes lymphoïdes	217
Fonction des organes lymphoïdes	219
BIBLIOGRAPHIE.....	223
EXPLICATION DES PLANCHES.....	234

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

1° GÉOLOGIE. — Le bassin du Rhône aux temps secondaires.

2° BOTANIQUE. — Circulation des liquides chez les végétaux.

Vu et approuvé : Paris, le 11 mai 1908,

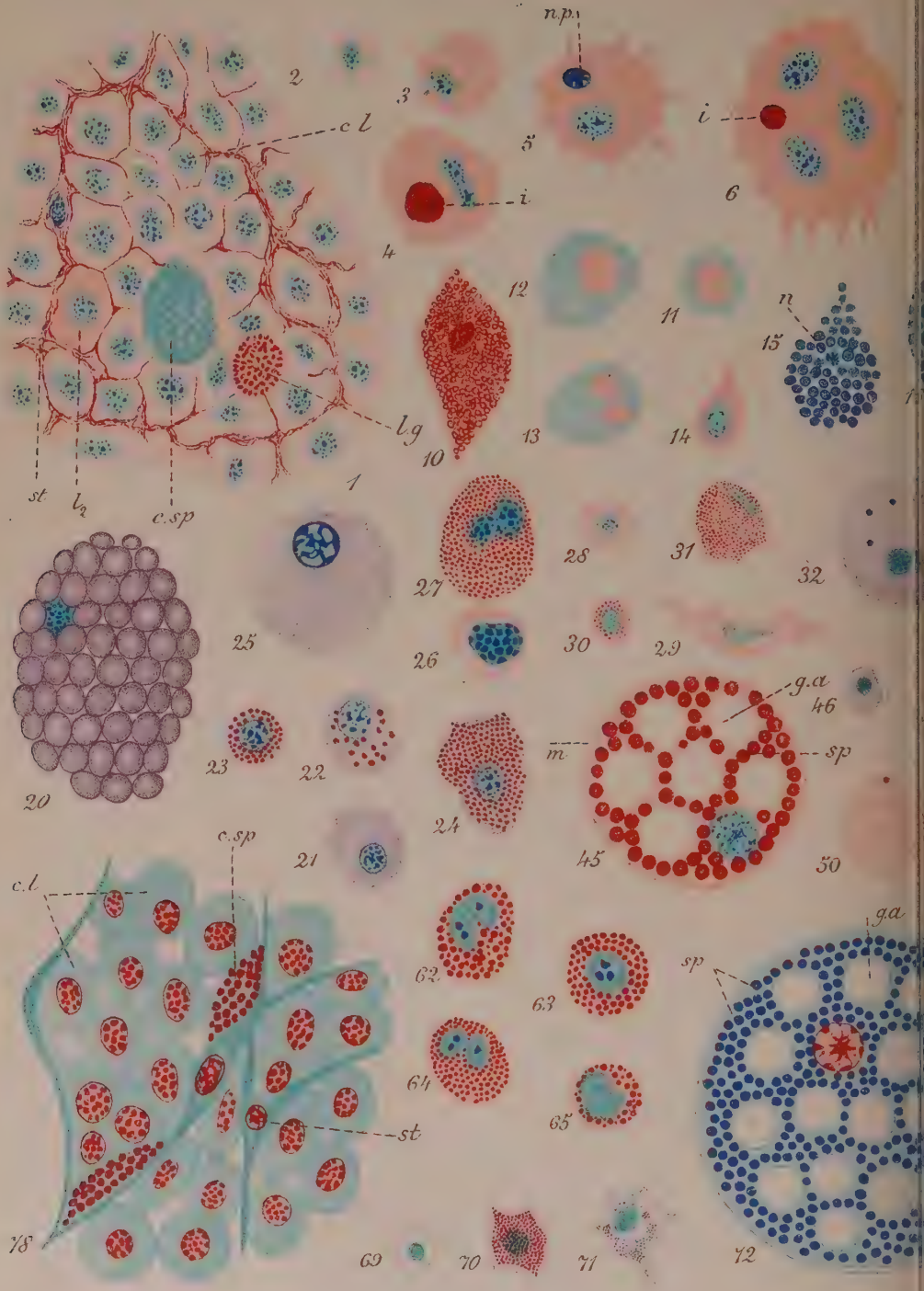
Le Doyen de la Faculté des Sciences,

P. APPELL.

Vu et permis d'imprimer :

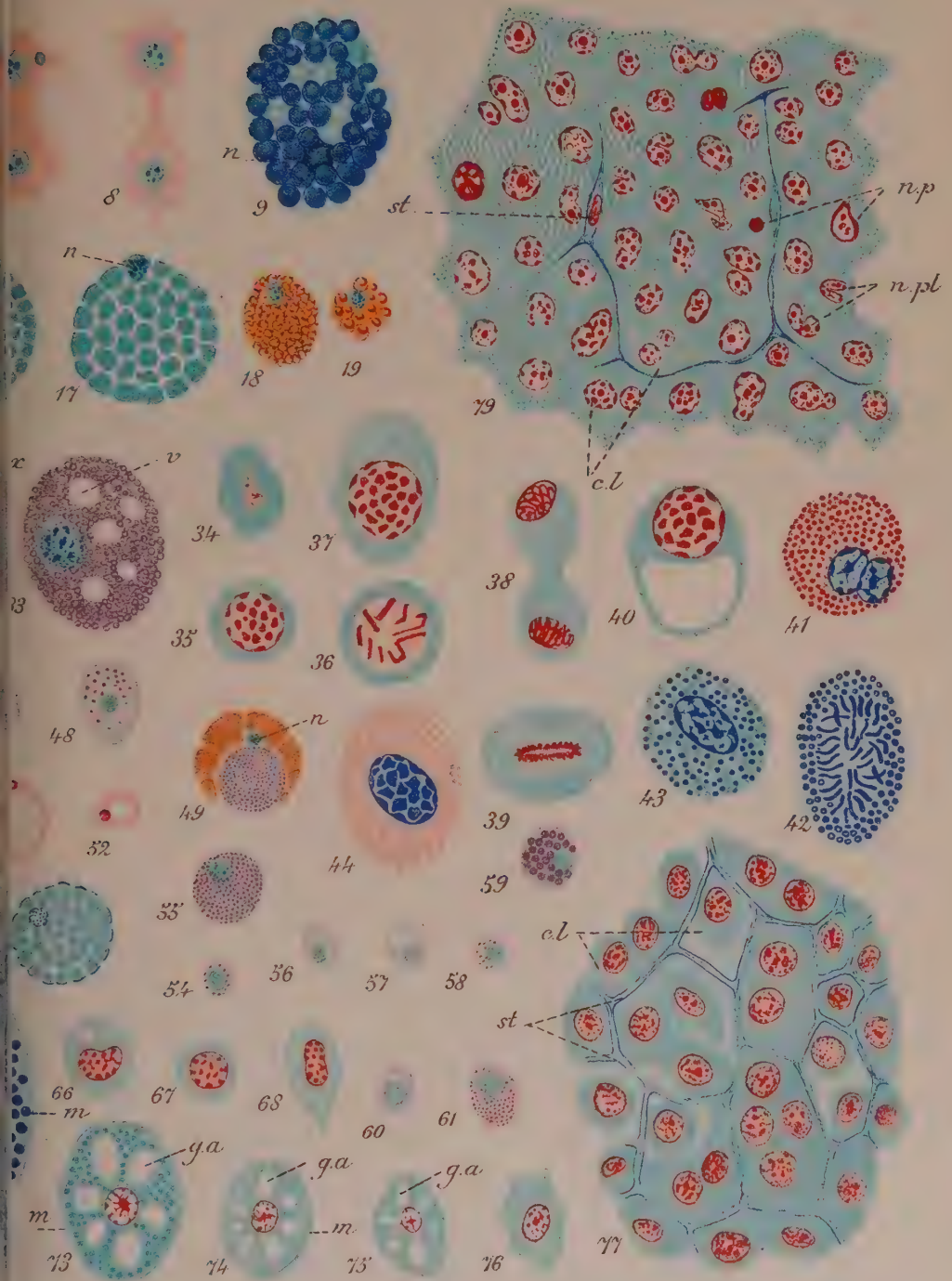
Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

L. LIARD.



Kollmann del.

Imp. L.



Paris.

o. Cassas lith.

vertébrés.

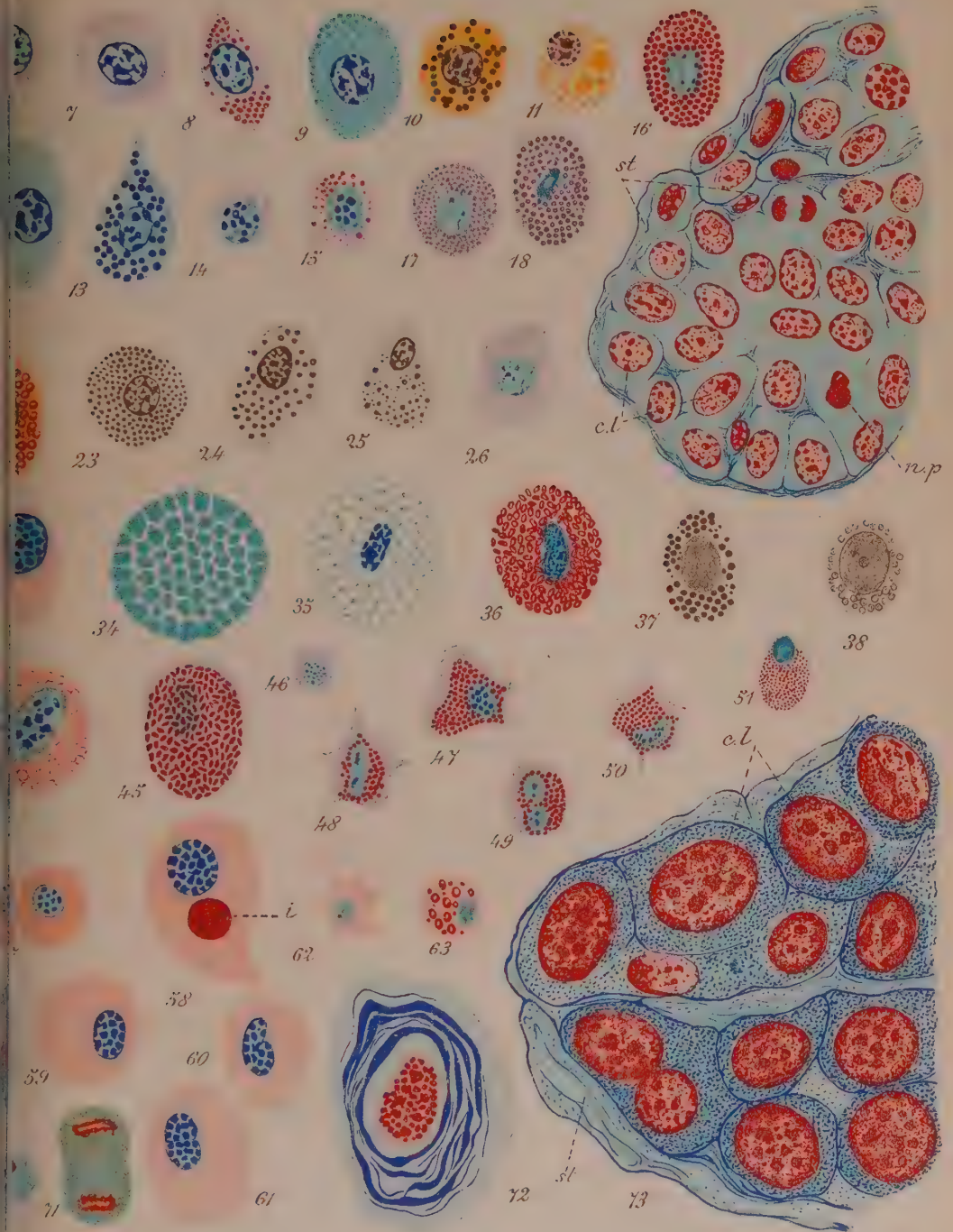
siteurs



Kollmann del.

Leucocyte

Mass



taine, Paris

o Cassas lith

Invertébrés.

éditeurs

